А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XLIX

6

ИЮНЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1964 ЛЕНИНГРАД

Адрес Редакции: Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
Издательство «Наука», Редакция «Ботанического журнала»

УДК 581.543: 551.58

Н. Н. Галахов

ФЕНОЛОГИЯ КЛИМАТИЧЕСКОГО РЕЖИМА

С 3 рисунками

(Получено 14 IX 1963)

Такой важный вопрос, как климатические сезоны года, до сих пор остается еще недостаточно изученным. Периодизм климатических условий, режим их в течение годового цикла, фенология климатического режима изучены еще слабо.

Мы знаем средние многолетние климатического режима за каждый месяц года; знаем, каких экстремальных значений они могут достигать в отдельные годы; знаем, какие климатические нормы нужны при прокладке труб в почве, какой прочности нужно сооружать здания, какие нагрузки должны выдерживать кровли зданий (от снега); знаем ветровую нагрузку на телеграфные провода, на другие средства связи; знаем, наконец, когда может наступить та или иная средняя температура воздуха.

Но все это средние, выровненные величины. Они затушевывают не только величину дневного нагрева воздуха, в равной степени они нивелируют количественные значения ночного радиационного охлаждения. Действительные же величины последнего имеют весьма существенное значение в вопросах генезиса погод, в практике сельского хозяйства, для жизнедеятельности растительных и животных организмов, в вопросах акклиматизации последних. Приведенные ниже примеры (табл. 1) могут служить достаточно наглядной иллюстрацией сказанного выше.

ТАБЛИЦА 1

Величины предельных суточных температур при одинаковых средних суточных значениях ее (Москва)

Даты наблюдений по годам	Средняя суточная температура	Максимальная температура	Минимальная температура	Суточная амплитуда	Даты наблюдений по годам	Средняя суточная температура	Максимальная температура	Минимальная температура	Суточная амплитуда
1903 26 IX	10.1°	15.6°	5.1°	10.5°	1904 30 IX	8.7°	18.5°	2.8°	15.7°
1903 27 IX	9.9	13.3	6.6	6.7	1905 30 IX	8.7	12.6	8.0	4.6
1904 26 IX	10.1	20.5	2.1	18.4	1912 11 IX	12.9	16.0	11.8	4.2
1904 27 IX	9.9	20.0	2.0	18.0	1913 11 IX	12.5	17.9	6.6	11.9
1904 28 V	12.0	16.9	2.1	14.8	1920 30 V	15.7	20.5	4.2	16.3
1905 27 V	11.7	17.6	9.2	8.4	1928 30 V	15.7	19.0	12.7	6.3

При наличии суточных амплитуд порядка 12—18 данные говорят об антициклоническом режиме погоды: небольшой облачности в ночные часы суток и небольшой влажности воздуха днем, сравнительно ветреной погоде днем и безветреной ночью, об отсутствии осадков. При суточных амплитудах в 4—6 та же самая средняя суточная температура обычно говорит о циклоническом типе погоды: о большой облачности и влажности как днем, так и ночью, о вероятном выпадении осадков.

Полученные данные о режиме температуры днем и ночью позволяют судить о разных физиологических процессах, совершающихся в растениях:

о бо́льших затратах органических веществ в процессе дыхания в теплые ночи и меньших в холодные, большем накоплении органических веществ в антициклоническую погоду и меньшем в циклоническую, качественном различии их в эти погоды — большей белковости, например пшениц, в первый тип погоды и меньшей во второй и т. д. Мы можем также судить о разных темпах фенологического развития растений — относительно замедленном в циклонические погоды и более быстром в антициклонические.

Раздельное изучение дневных и ночных климатических условий очень полезно и при изучении развития разных процессов, совершающихся в неорганической природе (выветривание, эрозия, сток вод и др.), в почвообразовательных процессах, в различных отраслях сельского хозяйства (земледелии, лесоводстве, плодоводстве и др.), в санаторно-курортном деле. Нам представляется, что есть все основания для перехода к раздельному, углубленному изучению климатических условий дневного и ночного времени суток. Особенно это необходимо, конечно, для теплого времени года, когда разница в климатическом режиме между днем и ночью наиболее ощутима.

Но как лучше, нагляднее и вместе с тем реальнее представлять данные по различным элементам климата, как показать наличие тесных связей между климатом и организмами, как выявить сезонный периодизм, присущий климатическим процессам и явлениям? Нет нужды доказывать при этом, насколько важны такие представления для различных нужд народного хозяйства, и в особенности для сельского хозяйства, для биологического изучения растительного и животного мира. Периодичность климатических влияний особенное значение имеет для растений, тесно связанных со своим местообитанием, в то время как животные имеют возможность избегать неблагоприятных влияний климата, произвольно меняя местообитания. Необходим синхронный анализ всех составляющих климатического режима, его основных компонентов. Данные, представленные в таком комплексном плане, позволяют выявить в сложном множестве количественных показателей известную закономерность, известный порядок, систему, позволяющую довольно четко определить структуру годового цикла климатического режима.

Исследованиями ряда климатологов и синоптиков (Hann, 1892; Hellmann, 1893; Мультановский, 1920, 1933; Schmauss, 1938, 1941; Willet, 1940; Starr, 1942; Дзердзеевский и др., 1946, и др.) установлено, что длительность различных метеорологических процессов и явлений в среднем многолетнем выражении близка к пяти дням. Исходя из этого, целесообразно и климатический режим представлять в пятидневном выражении или пентадах.

В соответствии с изложенным, нами были сделаны такие комплексные построения для различных мест Советского Союза как в континентальных местностях, так и в приморских (Галахов, 1938, 1948, 1959, 1962). Насколько они «вяжутся» с органической жизнью природы, растительностью в первую очередь, показывают приводимые ниже графические построения, сделанные для таких «экзотических» мест, как наши субтропики, и для таких суровых мест, как Арктика, т. е. в местностях, в которых наиболее трудно выделять климатические сезоны года.

На рис. 1 показан ход климатического режима в наших влажных субтропиках (Сочи, 1946—1960 гг.). Приморское положение пункта прежде всего видно из амплитуд предельных температур воздуха (на графике — числа между соответствующими кривыми температур), это же видно из хода осадков, влажности воздуха, наличия гроз во все времена года, хода нижней облачности. Синхронный анализ основных климатических компонентов позволяет очертить границы как основных климатических сезонов, так и их дробных подразделений — фаз сезонов года.[1]

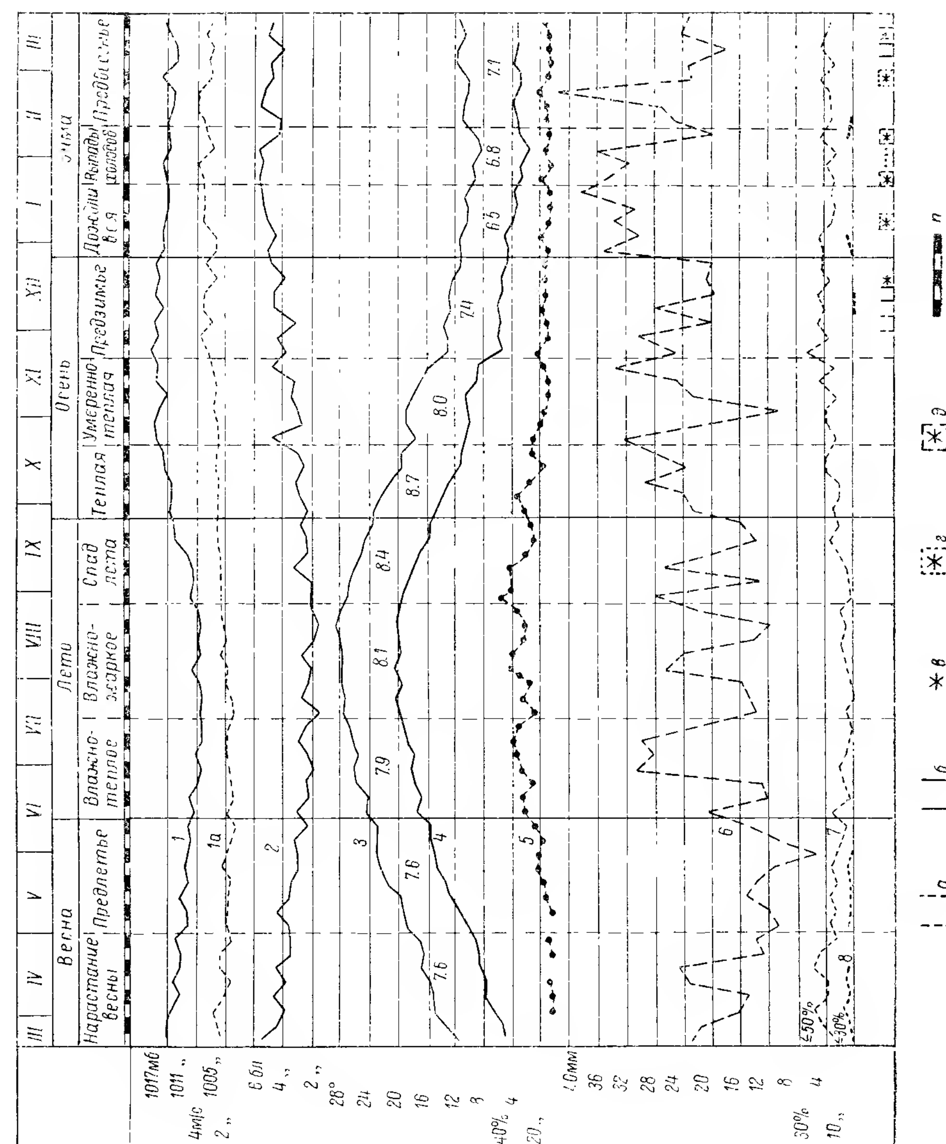


Рис. 1. Климатический режим Сочи по сезонам года и пентадам (n)

1 — атмосферное давление (в мб); *1а* — ветер (в м/с); *2* — нижняя облачность (в баллах); *3* — температура воздуха максимальная (в °С); *4* — температура воздуха минимальная (в °С), *5* — грозы; *6* — осадки (в мм); *7* — влажность воздуха в 13 час; *8* — влажность воздуха. *Цифры между кривыми 3 и 4* — среднесуточные амплитуды температуры воздуха. *а* — первый и последний заморозки на почве; *б* — первый и последний заморозки в воздухе; *в* — выпадение первого и последнего в году снега; *г* — первый и последний в году временный снежный покров; *д* — наиболее вероятное время, когда чаще всего образуется снежный покров.

[1] Буквенные обозначения (*а*—*д*) на графике соответствуют тем же самым климатическим элементам, что и на рис. 1 в предыдущей статье Н. Н. Галахова (Ботанический журнал, № 10, 1962), где они не были объяснены. (*Ред*).

Отчетливо выделяется весенний сезон с наименьшим количеством осадков в году, особенно во вторую фазу — предлетье, малое количество гроз, сравнительно медленное нарастание температуры воздуха, уменьшение нижней облачности. Все это — результат влияний охлажденного за зиму Черного моря.

Значительный рост осадков при малом количестве сухих дней (число дней с относительной влажностью в 13 часов $\leqslant$ 50 и 30%), большая вероятность гроз, высокая температура воздуха при высокой относительной влажности определяют летний сезон года. Он разделяется на три фазы: влажно-теплое время лета, влажно-жаркое и спад лета. В первую фазу летнего сезона заметен еще рост температуры воздуха, в средней фазе — термическое постоянство (тепловой режим как днем, так и ночью почти на одном уровне), в конечную фазу начинается заметное снижение температуры, уменьшение вероятности гроз.

Ливневые осадки, выпадающие в летнее время, при довольно высокой температуре воздуха, увлажняют почву иногда только в поверхностном слое, нередко возникает почвенная засуха, так как более глубокие слои почвы оказываются сухими. Это приводит в свою очередь к недостаточно хорошему цветению культур, осыпанию завязей, плохому плодоношению. Сравнительно резкие колебания осадков хорошо видны во все фазы лета (рис. 1).

Осень во влажных субтропиках определяется спадом температуры, возрастанием количества осадков, некоторым понижением влажности воздуха (возрастанием роста числа сухих дней до 20% и более), увеличением нижней облачности (кучевые и кучево-дождевые формы преимущественно). Наблюдается годовой максимум суточной амплитуды температуры воздуха (8.7°). В последнюю фазу осени, именуемой уже предзимьем, появляются заморозки, сначала на поверхности почвы, затем и в воздухе, наблюдаются случаи выпадения снега (без образования покрова, хотя бы и временного).

Зимний сезон определяется как самое дождливое время года. На полярном фронте нередко возникают циклоны, зарождающиеся на Черном море или приходящие со стороны Средиземного моря. Сказывается и наличие барьера Кавказских гор (задержка воздушных масс).

Первая фаза зимы квалифицируется как «дождливая». Иногда наблюдаются похолодания с образованием кратковременного снежного покрова. Наблюдается годовой минимум суточной амплитуды температуры воздуха (6.6°). Период с пятой пентады января по вторую пятидневку февраля определяется как вторая фаза зимы. В это время наиболее вероятны «выпады холодов» (на холодном фронте циклонов) с образованием снежного покрова, обламывающего иногда ветки деревьев и кустарников. Наконец последнюю фазу зимы, когда намечается рост температуры воздуха, уменьшается нижняя облачность, прекращаются заморозки и случаи выпадения снега, мы квалифицируем как предвесенье.

Как же увязывается указанный ход климатического режима с жизнью растительности? На это дают ответ фенологические наблюдения Сочинской научно-исследовательской опытной станции субтропического лесного и лесопаркового хозяйства (Иваненко, 1962). К началу первой весенней климатической фазы, к «нарастанию весны» приурочена первая фенологическая фаза — набухания почек — у бука восточного[1] (17 III), береки (18 III), граба обыкновенного (23 III), ясеня обыкновенного (22 III), дуба грузинского (30 III), липы кавказской (28 III), вяза шершавого (26 III) и хурмы (28 III).

С началом второй фазы весны почти совпадает фаза начала облиствения древесных и кустарниковых пород: береки (24 IV), вяза шершавого (29 IV), липы кавказской (28 IV), хурмы кавказской (22 IV), ясеня обыкновенного (21 IV), несколько позже у каштана съедобного (6 V) и рододендрона желтого (17 V). К этому климатическому рубежу близок конец цветения бука восточного (30 IV) и дуба грузинского (29 IV). Несколько ранее кончается цветение (в среднем) у граба обыкновенного (24 IV) и черешни дикой (22 IV).

Начало летнего сезона характеризуется зацветанием таких древесных пород, как каштан съедобный (11 VI) и липа кавказская (9 VI). Для наступления фазы жаркого лета фенопндикатором может служить такой лесоводственный признак как окончание роста побегов (I фаза роста) у бука восточного (8 VII), граба обыкновенного (14 VII), каштана съедобного (12 VII), липы кавказской (16 VII), хурмы (7 VII), ясеня обыкновенного (8 VII).

В начале климатической осени феноиндикаторов в среде древесных растений еще очень немного. Укажем лишь начало созревания семян у береки (20 IX), дуба грузинского (16 IX), каштана съедобного (3 X), хурмы (6 X). Иную картину имеем ко времени окончания вегетационного периода. Так, к первой фазе осени близко подходит начало пожелтения листвы у вяза шершавого (4 X), граба обыкновенного (7 X), липы кавказской (6 X), а к началу второй фазы осени (21 X) — у береки (27 X), бука восточного (30 X), черешни дикой (30 X), хурмы (21 X), ясеня обыкновенного (31 X), каштана съедобного (1 XI).

С концом второй фазы осени близко совпадает полное пожелтение листвы, у береки — 18 XI, бука восточного — 13 XI, граба — 10 XI, каштана съедобного — 16 XI и у ясеня обыкновенного — 13 XI. Несколько ранее это отмечается у вяза шершавого (5 XI) и липы кавказской (8 XI).

Наконец, и опадание листвы хорошо совпадает с концом собственно осени и началом предзимья. Так, листопад заканчивается у береки 28 XI, бука восточного — 22 XI, вяза шершавого — 25 XI, граба обыкновенного — 28 XI, дуба грузинского — 24 XI, каштана съедобного — 23 XI, липы кавказской — 28 XI, черешни дикой — 26 XI, хурмы — 25 XI и у ясеня обыкновенного — 18 XI.

Примерно ту же картину дает древесно-кустарниковая растительность Батумского ботанического сада (Дмитриева, 1948). В связи с более южным положением этого района наблюдений сроки фенофаз у некоторых видов сдвигаются, но в общем приходятся почти на те же самые даты. Так, листопад граба обыкновенного *Carpinus betulus* L. происходит 1 XII, каштана *Castanea sativa* Mill. — 1 XII, барбариса *Berberis orientalis* C. K. Schneid. — 20 XI, черешни *Prunus avium* L. — 20 XI, крушины ломкой *Rhamnus frangula* L. — 1 XII, липы *Tilia caucasica* Rupr. — 1 XII, кизила *Cornus australis* C. A. M. — 20 XI, бузины *Sambucus nigra* L. — 20 XI, хурмы *Diospyros lotus* L. — 20 XI. У бука *Fagus orientalis* Lypsky и дуба *Quercus hartwissiana* Stev. листопад заканчивается более поздно, у первого 22 XII, у второго 21 XII. Лишь у орешника *Corylus adhzarica* Kem.-Nat. и ольхи *Alnus barbata* C. A. M. он приходится на 20 I.

Покрытие же листвой происходит в начале субтропической весны, т. е. в последнюю треть марта (граб, орешник, ольха, бук, черешня), но у ряда растений, как например у каштана, дуба, липы, крушины, кизила, рододендрона, покрытие листвой совершается позднее, в апреле, т. е. наблюдается примерно тот же порядок, что и в Сочи.

Цветение древесно-кустарниковых видов происходит, естественно, также в более ранний срок. Например, граб зацветает 4 III (в Сочи, соответственно, 15 IV), бук — 14 III (в Сочи 19 IV), каштан — 14 V (в Сочи 11 VI), хурма — 20 V (в Сочи 30 V), черешня — 22 III (в Сочи 3 IV). Ольха зацветает близко к началу предвесенья (6 II).

Фенонаблюдения в Батумском ботаническом саду, произведенные А. А. Дмитриевой, интересны еще в том отношении, что там велись наблюдения и над травянистой растительностью. Так, немало растений европейского происхождения зацветает с началом предвесенья: селезеночник *Chrysosplenium macrocarpum* Cham. et Schlecht. — 10 II, звездчатка *Stellaria media* L. — 9 II, земляника *Fragaria viridis* Duch. — 12 II,

[1] Автор статьи приводит растения без латинских названий, следуя первоисточнику, не уточняя названий. (*Ред*).

глухая крапива *Lamium album* L. — 6 II. К началу весны сравнительно близко время зацветания вороньего глаза *Paris incomplecta* M. B. — 8 III, черноголовки *Brunella vulgaris* L. — 29 III, мать-мачехи *Tussilago farfara* L. — 23 II, живучки *Ajuga reptans* L. — 29 III.

К началу второй фазы весны близко время зацветания следующих растений: из однодольных — полевицы белой *Agrostis alba* L. — 18 IV, душистого колоска *Anthoxanthum odoratum* L. — 26 IV, ириса *Iris pseudacorus* L.— 12 IV; из двудольных растений — клевера красного *Trifolium pratense* L. — 21 IV, лядвенца *Lotus corniculatus* L. — 22 IV, донника *Melilotus officinalis* Desr. — 27 IV, осота полевого *Sonchus oleraceum* L. — 26 IV.

С началом лета совпадает зацветание ситника *Juncus effusus* L. — 6 IV, крапивы *Urtica dioica* L. — 5 VI, зверобоя *Hypericum perforatum* L. — 9 VI, дербенника *Lythrum salicaria* L. — 15 VI.

Такие виды как зюзник (*Lycopus europaeus* L. и золотая розга *Solidago virgaurea* L., зацветают близко к началу второй фазы осени (2 X и 7 X), т. е. значительно позднее, чем в более северных широтах (более чем на два месяца по сравнению с центром европейской части СССР).

Климатические условия Средней Азии по условиям циркуляции воздушных масс возможно отнести к сухим субтропикам «в их крайнем северном варианте, усложненном наличием орографических барьеров на юге» (Бабушкин, 1934). Данные по климатическому режиму Ташкента (1946—1960 гг.) представлены на рис. 2, построенном по тому же принципу, что и для Сочи; график дает следующую картину: весна начинается с третьей пентады февраля и заканчивается к половине мая. В этом сезоне различаются три фазы: начало весны, нарастание весны и предлетье.

Первая фаза весны характеризуется (в среднем) ночными температурами выше 0°, дневными около 10° и сравнительно большим количеством осадков. Вторая фаза, охватывающая март и первую половину апреля, характеризуется быстрым ростом температуры воздуха, в начале фазы максимальной годовой величиной осадков с постепенным снижением их к концу фазы, возникновением грозовых явлений, малым количеством очень сухих и сухих дней (относительная влажность в 13 часов дня $\leqslant 30$ и $\leqslant 50\%$) с постепенным ростом их числа к концу срока, значительной (для условий Средней Азии) нижней облачностью, прекращением заморозков и выпадением снега. Последняя фаза весны — предлетье (последняя треть апреля и первая половина мая) — характеризуется продолжающимся ростом предельных температур воздуха, суточная амплитуда их увеличивается до 13°, происходит понижение количества нижней облачности и осадков. Наоборот, вероятность сухих дней возрастает. Наблюдается наименьшая величина градиента между минимальной температурой воздуха и почвы (2.4°).

Характерным явлением для южных широт Евразии в весеннее время являются пыльные, песчаные бури (Китай, Монголия, юг Сибири, Средняя Азия, Казахстан, юг европейской части Советского Союза) — следствие высоких термических градиентов между нагретым воздухом южных и еще холодным воздухом северных районов.

Лето начинается со второй половины мая и характеризуется большой продолжительностью; вначале оно квалифицируется как жаркое и сухое. Дневные температуры воздуха достигают 32—34°, ночные — 15—17°. Суточные амплитуды температуры повышаются до 15°. Наблюдается максимум грозовой деятельности, но количество осадков резко снижается, тогда как вероятность сухих дней, естественно, возрастает до 80—90%, а очень сухих дней до 60—70%. Количество нижней облачности снижается и в среднем достигает только одного балла. В результате сильного прогревания воздуха заметно понижается и атмосферное давление.

Вторая фаза лета — знойно-сухая. Дневные температуры достигают 34—36° (в среднем), а в отдельные дни 40° и несколько выше, ночные — 18—20°. Суточная амплитуда температуры воздуха равна почти 17° (в среднем), осадков ничтожно мало. Грозовые явления редки, число сухих

дней — в максимуме (вероятность их приближается к 100%, а очень сухих к 90%). Наоборот, атмосферное давление и нижняя облачность — в годовом минимуме.

Заключительная фаза лета (спад лета) отличается понижением температуры (почти таким же образом, как она повышалась в первую фазу лета) с максимальным значением суточной амплитуды (17.1). Сухие дни держатся на том же высоком уровне, что и в предшествующую фазу, а очень

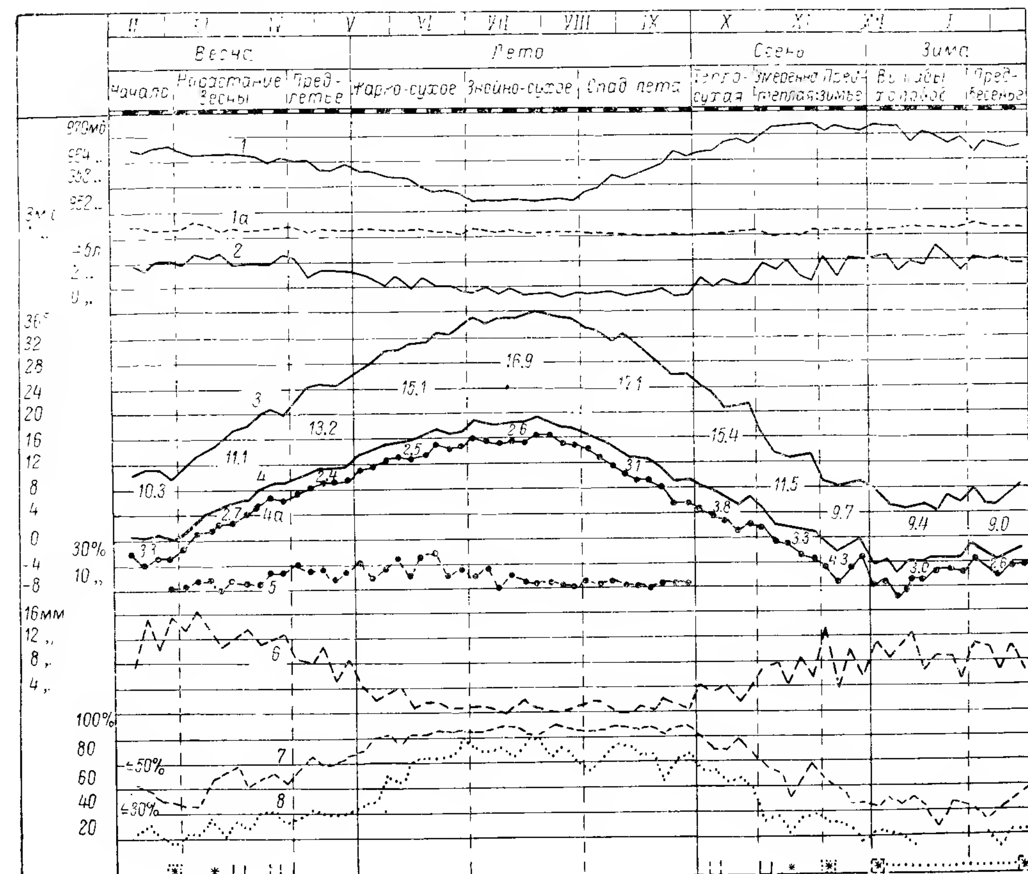


Рис. 2. Климатический режим Ташкента по сезонам года и пентадам (*n*).

Обозначения те же, что на рис. 1. *1a* — минимум температуры на почве. *Цифры между кривыми 4 и 1a* — средние минимальные температуры на почве.

сухие дни начинают убывать. Осадков так же мало, как и в фазе знойно-сухого лета. Происходит заметный рост давления.

Осенний сезон, как обычно в континентальной местности, характеризуется небольшой продолжительностью. Первая ее фаза (тепло-сухая) продолжается почти весь октябрь. Идет дальнейшее снижение температуры с уменьшением ее суточной амплитуды до 15°. Замечается небольшое увеличение количества осадков и спад сухих и очень сухих дней. Могут уже наблюдаться заморозки на поверхности почвы.

В начале второй фазы осени наступают заморозки также и в воздухе и первые снегопады. Количество осадков начинает возрастать, вероятность сухих дней продолжает убывать. Увеличивается количество нижней облачности, атмосферное давление достигает своей наибольшей высоты.

Заключительная фаза осени — предзимье. Имеют место случаи временного снежного покрова. Суточная амплитуда температуры воздуха понижается до 9.7°. Наблюдается максимальной величины градиент между минимальной температурой воздуха и почвы (4.3°).

Зимний сезон короток. Вторжения холодного воздуха арктического происхождения обусловливают значительные выпады холодов, особенно в первую фазу сезона. Ночные температуры воздуха держатся ниже 0°. Бывают годы со значительной продолжительностью снежного покрова, но в то же время наблюдаются и зимы почти с полным его отсутствием. Количество осадков возрастает до 8 мм в пентаду. Сухие дни в минимуме. Очень сухих дней в январе не бывает совсем. Давление воздуха начинает понижаться. Сказывается возрастание циклонической деятельности на иранской ветви полярного фронта. Нижняя облачность в годовом максимуме.

С последней трети января начинается вторая фаза сезона — предвесенье. Происходит сравнительно медленный подъем температуры. Амплитуда температуры воздуха в годовом минимуме (9.0°). Начинает увеличиваться вероятность сухих дней, появляются и очень сухие дни. В отдельные годы наблюдается снежный покров, но вероятность появления его значительно меньшая, чем в первую фазу сезона. Количество осадков остается примерно на том же уровне.

Неплохим феносигнализатором начала первой фазы весны может служить набухание цветочных почек у многих плодовых культур Узбекистана (Агрометсправочник Узбекской ССР, часть I. 1960 г.). Это наблюдается у алычи *Prunus divaricata* Ldb. 21 II, вишни *P. cerasus* L. — 21 II, абрикоса *P. armeniaca* L. — 28 II, персика *P. persica* Stokes — 28 II, черешни *P. avium* L. — 28 II. Почки миндаля набухают даже в последней трети января (ко времени начала предвесенья). 13 II зацветает лещина.

Вторую фазу весны отмечают такие феноявления, как распускание цветочных почек у яблони (сорта 'Спиан') 10 III, грецкого ореха *Juglans regia* L. — 12 III, шелковицы — 10 III. Предлетье близко по времени к зацветанию: вишни — 9 IV, яблони сорта 'Семиренко' — 14 IV, груши — 9 IV, грецкого ореха — 20 IV, шелковицы — 15 IV. Из дикорастущих зацветают сирень 10 IV и конский каштан 14 IV (Долгошов, 1948).

Хорошее совпадение второй фазы осени получается с ходом пожелтения листвы и листопадом многих местных плодовых растений. Так, осеннее расцвечивание листвы происходит у абрикоса 15 X, у персика — 17 X, алычи — 24 X, черешни — 29 X, яблони — 27 X, шелковицы — 21 X, т. е. в сроки, близкие к началу второй фазы осени, а листопад у этих же растений приходится на конец второй фазы: алыча теряет листья в среднем 4 XI, черешня — 12 XI, вишня — 14 XI, яблоня — 12 XI, груша — 6 XI, виноград — 10 XI.

Обратимся к совершенно противоположной картине — климатическим фенофазам в арктической зоне Советского Союза. На рис. 3 показан климатический режим метеорологической станции на мысе Челюскин (1936—1950 гг.) — самой северной точке Евразиатского материка. Мы остановились на ней потому, что этот пункт лежит на стыке суши и Ледовитого океана. Следовательно, здесь в известной мере должно сказываться влияние последнего, а также потому, что для п-ова Таймыра имеются некоторые фенологические данные, рисующие жизнь природы в этих арктических условиях.

Рис. 3 показывает, насколько здесь длинен зимний период и насколько коротки остальные три сезона, длящиеся в общей сложности всего лишь $3^{1}/_{2}$ месяца (30% от всего года).

Весенний сезон здесь начинается с третьей пентады июня и длится всего восемь пятидневок, или только месяц с небольшим. На первую фазу весны — снеготаяние — приходятся четыре пентады июня. Зимний снежный покров сходит довольно быстро, так как часть его успевает испариться еще до начала настоящей весны (уменьшение высоты снежного покрова заметно на приведенном графике). Быстро проходит вторая фаза весны, показывающая время существования временных снежных покровов и начало размерзания верхних слоев почвы. Третья фаза весны — предлетье — также коротка, всего только две пятидневки. Почва к концу фазы

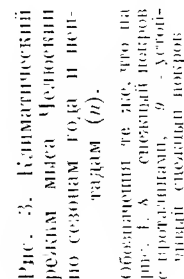


Рис. 3. Климатический режим мыса Челюскин по сезонам года и пентадам (п).

Обозначения те же, что на рис. 1. 8 — снежный покров с проталинами, 9 — устойчивый снежный покров

оттаивает до глубины 60—70 см. На глубине же 80 см сохраняется вечная мерзлота.

Количество осадков в течение всей весны возрастает, но в общем оно невелико. Атмосферное давление немного снижается, скорость ветра, наоборот, возрастает. Температура воздуха медленно повышается во все фазы весеннего сезона, но благодаря значительной облачности, препятствующей проникновению солнечной радиации и наличию мерзлой почвы, она повышается крайне медленно, всего только на 3—4°. Ночные минимальные температуры воздуха в течение всего этого сезона лежат ниже 0°. Суточные амплитуды температуры составляют всего лишь 3—4°. Сказывается влияние океана (разводий, появляющихся в это время).

С пятой пентады июля наступает летний сезон. В термическом отношении он характеризуется ночными температурами несколько выше 0°. Заморозки часты как на поверхности почвы, так и в воздухе. Дневные температуры воздуха повышаются до 5—6° (в среднем). Однако на фоне этих обычных температур иногда случаются довольно резкие повышения до 20—24°. Но они длятся короткое время, 2—3 дня; связаны они с выносом прогретых масс воздуха с юга, с континента, обычно в теплых секторах циклонов. Эти кратковременные повышения температуры наблюдаются обычно только в июле—августе и служат до некоторой степени своеобразными реперами летнего сезона.

Средние суточные амплитуды температуры воздуха достигают 4.5°. В эту фазу «очень прохладного лета» наблюдается годовой максимум осадков, выпадающих чаще всего в виде дождя. Атмосферное давление и скорость ветра обычно остаются на одном уровне. Количество нижней облачности (в 13 час.) медленно повышается.

С третьей пентады августа уже начинается «спад лета» — вторая и последняя фаза арктического лета. Дневные температуры снижаются до 3°, ночные, минимальные, обычно становятся ниже 0°. Суточная амплитуда температуры воздуха 3.4°. Количество осадков снижается. Нижняя облачность и скорость ветра продолжают медленно увеличиваться.

С пятой пятидневки августа начинается осенний сезон. Первая его фаза захватывает две пентады августа и первую пентаду сентября. Характеризуется она дальнейшим снижением температуры как ночью, так и днем. Однако это снижение происходит медленно, сказывается влияние прибрежных вод океана, относительно прогретых выносом речных вод Енисея, Оби, Лены (Полилов, 1907; Антонов, 1963). Иногда выпадает снег, но обычно еще без образования временного снежного покрова.

Появление снежного покрова характерно для второй фазы осени, которую мы квалифицируем уже как предзимье. К концу первой фазы осени начинается замерзание поверхности почвы, во вторую же фазу почва замерзает на всю оттаявшую за лето глубину (50—70 см). Для осени характерно большое количество нижней облачности (в среднем около восьми баллов) — первый годовой максимум ее.

С половины сентября начинается зимний сезон. Первая фаза зимы может быть названа еще неустойчивой. Этому способствует интенсивно развивающаяся циклоническая деятельность на арктическом фронте, что на нашем графике (рис. 3) подтверждается сильным падением атмосферного давления и возрастающей скоростью ветра. Температура воздуха медленно понижается; днем до —2 (—4°), ночью же от —4 до —10°. Суточная ее амплитуда начинает возрастать (характерный показатель зимней ситуации погоды). Устанавливается постоянный снежный покров. При очень ветреной, циклонической погоде, преобладающей в это время года, он бывает еще очень тонкий (местами тундра оголяется совсем).

Вторая фаза зимы — усиление холодов (с половины октября до 20 декабря). Она характерна следующими показателями. Происходит довольно существенное понижение температур (дневных и ночных) при суточной амплитуде ее в 6.4°. Понижение температуры осуществляется с уменьшением количества нижней облачности, ослаблением скорости ветра при общем довольно сильном росте атмосферного давления. В начале фазы как давление, так и скорость ветра достигают своего годового максимума (прохождение наиболее глубоких циклонов), но уже с ноября все говорит о серьезном наступлении настоящего зимнего сезона. Атмосферное давление резко возрастает, почти достигая во вторую фазу зимы своего годового максимума. Сказывается влияние сильно выхоложенного материка, где устанавливается в это время азиатский антициклон, оказывающий в известной степени свое влияние и на северные части материка. Снежный покров невысокий и сохраняется в течение почти всей фазы на одном и том же уровне высоты (5—8 см). Осадков выпадает мало.

Обращает на себя внимание подъем температуры в самом начале декабря. Температуры повышаются в среднем на 3—4°. Эта волна обусловлена временным проникновением относительно теплых масс воздуха атлантического происхождения с циклонами на арктическом фронте. В Европе именно в это время, благодаря выносу теплых воздушных масс с Атлантики, часто случаются интенсивные оттепели, вплоть до полного таяния снежного покрова, отмечаются зимние грозы. Небольшое повышение температуры и осадков на Таймыре в начале декабря является как бы «отголоском» этого потепления.

С последней трети декабря и до последней трети марта проходит третья фаза зимнего сезона — «устойчиво сурово-холодная». Она характеризуется колебаниями атмосферного давления на общем высоком уровне его (прорывы циклонов на арктическом фронте). Этому соответствует усиление скорости ветра (при циклонах) и относительный спад его скоростей (при антициклоническом режиме). Такие же колебания наблюдаются и в распределении нижней облачности, в общем незначительной. Температура воздуха испытывает очень небольшие колебания на общем низком ее уровне: днем —24, —26°, ночью около —30°. Суточная ее амплитуда достигает 7.1°. Количество осадков мало́ (кривая их почти выровнена и находится на уровне 1—2 мм). Снежный покров в силу этого (и довольно сильных ветров) увеличивается очень медленно (10—15 см).

Наконец, с последней трети марта и по первую треть июня включительно проходит последняя, заключительная фаза зимы. Она почти столь же продолжительна, как и третья фаза. Появление солнца над горизонтом на малое время и медленный подъем его восхождения обусловливают медленное течение предвесенья. Солнечная радиация нарастает незначительно, а снежный покров при высоком альбедо почти нацело ее отражает. Лишь вертикально расположенные и темные (черные) предметы улавливают косые солнечные лучи. Эти предметы начинают нагреваться в полуденные часы, и снег в этих условиях начинает «притаивать».

Атмосферное давление в течение предвесенья несколько пониженное, скорости ветра находятся примерно на одном, значительном уровне (6—8 м/с), все еще часты метели. Интересен ход нижней облачности. Примерно с половины апреля она резко идет на увеличение: с двух до восьми баллов (вторичный годовой максимум ее), что, по-видимому, объясняется начавшимся испарением снега при сравнительно больших скоростях ветра. Температура воздуха начинает повышаться, и к третьей пентаде июня она переходит через 0°. Снежный покров в течение фазы предвесенья продолжает нарастать и достигает максимума своей высоты к концу мая (30—32 см). Суточная амплитуда температуры воздуха начинает уменьшаться (6.2°). Количество осадков остается на низком зимнем уровне (1—2 мм в пентаду).

Какова же связь между климатическим режимом в Арктике, его изменениями и развитием растительности? Располагая небольшими фенологическими данными за 1936—1940, 1948—1952 гг. (по наблюдениям метеорологических станций Арктического научно-исследовательского института), после соответствующей их обработки, мы получили следующую картину для побережья Таймыра (табл. 2).

Для характеристики внутренней части Таймырского полуострова фенологических данных получено больше. Хорошие и довольно подробные фенонаблюдения мы имели по станции Черная (наблюдатель

ТАБЛИЦА 2

Фенологические наблюдения на побережье Таймыра

Феноявление	Дата	Фаза климатических сезонов
Прилет пуночки Plectrophanes nivalis L.	29 IV	Предвесенье.
Первая капель с крыш	26 IV	
Первые проталины в тундре	21 V	
Снежный покров сошел в тундре	30 VI	Снеготаяние.
Зеленение тундры	5 VII	Послезимье.
Появились комары	7 VII	
Зацвел мак	10 VII	Предлетье.
Появились птенцы у пуночки	14 VII	
Отлет пуночек	10 IX	Предзимье.
Установился снежный покров	16 IX	

Е. В. Шевченко), расположенной на границе тундры с лесотундрой. К сожалению, они продолжались недолго. В течение несколько большего ряда лет наблюдения велись на станциях Волочанка (на р. Хете, притоке Хатанги), Рыбное (на р. Хатанге) и на оз. Таймыр (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Фенологические наблюдения во внутренней части Таймыра

Фенроявление	Дата	Фаза климатических сезонов
Первая капель с крыш	2 IV	Предвесенье.
Прилет пуночки Plectrophanes nivalis L.	17 IV	
Первые проталины в тундре	3 V	
Снежный покров сошел в тундре	15 VI	Снеготаяние.
Распустились почки у березки *Betula exilis* Suk.	25 VI	Послезимье.
Появились комары	27 VI	
Зацвела куропаточья трава *Dryas octopetala* L.	5 VII	Предлетье.
Зацвел мак *Papaver nudicaule* L.	7 VII	Предлетье.
Зацвела вороника *Empetrum nigrum* L.	8 VII	
Зацвела морошка *Rubus chamaemorus* L.	10 VII	
Появились птенцы у пуночки	10 VII	
Зацвел иван-чай *Epilobium angustifolium* L.	31 VII	Прохладное лето.
Появились грибы *Boletus scaber* Bull.	5 VII	
Созревание вороники *Empetrum nigrum* L.	9 VIII	
Побурение тундры	18 VIII	Спад лета.
Созревание морошки *Rubus chamaemorus* L.	20 VIII	
Начало пожелтения березки *Betula nana* L.	20 VIII	
Отлет пуночек	20 IX	Предзимье.
Установился снежный покров	25 IX	

Климатические сезоны года и их фазы сравнительно легко устанавливаются по нашему методу. Это трудоемкая работа, но она окупается, как нам представляется, наглядными и вместе с тем обоснованными результатами. Представления о климатическом режиме, о его фенологии в годовом цикле тем более убедительны, что неплохо увязываются с фенологическими данными по развитию растительности, хорошо подчеркивая границы фаз сезонов года.

ЛИТЕРАТУРА

Агрометеорологический справочник по Узбекской ССР. (1960). — Антонов В. С. (1963). Энергия сибирских рек и Северный морской путь. Природа, 6. — Бабушкин Л. Н. (1934). К оценке субтропичности климата республик Средней Азии. — Галахов Н. Н. (1938). О средних величинах метеорологических данных, вычисленных по пентадам. Метеорология и гидрология, 1. — Галахов Н. Н. (1948). Климат Московской области. Календарь русской природы, кн. 1. — Галахов Н. Н. (1959). Изучение структуры климатических сезонов года. — Галахов Н. Н. (1962). Фитофенологические закономерности в Калининградской области и в других районах СССР. Бот. журн., 10. — Дзердзеевский Б. Л., В. М. Курганская, З. М. Витвицкая. (1946). Типизация циркуляционных механизмов в северном полушарии и характеристика синоптических сезонов. Тр. научно-исслед. учреждений. Синоптич. метеоролог., 21. — Дмитриева А. А. (1948). Фенология дикорастущей флоры Батумского ботанического сада. Бот. журн., 1. — Долгошов В. И. (1948). Календарь цветения главнейших медоносных растений. Календарь русской природы, кн. 1. — Иваненко Б. И. (1962). Фенология древесных и кустарниковых пород. — Мультановский Б. П. (1920). Основные положения для деления Европейской России на районы по воздействию полярных центров действия атмосферы. Изв. Главн. геофиз. обсерв., 3. — Мультановский Б. П. (1933). Основные положения синоптического метода долгосрочного прогноза погоды. Часть 1. — Полилов А. (1907). О влиянии сибирских рек на воды Северного Ледовитого океана. Зап. по гидрогр., XXVIII. — Hann J. (1892). Verändichkeit der Temperatur in Oesterreich. Met. Zeitschr., 9, 3. — Hellmann G. (1893). Über den jahrlichen Gang der Temperatur im Norddeutschland. Zeitschr. f. K. Preussischen statist. Bureau. — Schmauss A. (1938). Synoptische Singularitäten. Met. Zeitschr., 55, 11. — Schmauss A. (1941). Kalendermässige Bindungen des Wetters. Zeitschr. f. angewandte Meteorolog., 12. — Starr V. (1942). Basic principles of weather forecasting. — Willet H. C. (1940). Report on an experiment in five day weather forecasting. Papers in Phys. Oceanography and Meteorology, IV.

Москва.

THE PHENOLOGY OF CLIMATIC REGIME

BY N. N. GALAKHOV

SUMMARY

The seasonal changes of climatic regime are correlated with the development of vegetation. The changes of the elements of climate were traced by means of dividing the main seasons of the year (spring, summer, autumn, winter) into pentades, separate characterization of each pentade and the comparison of its climatic characteristics with the long-term means for the corresponding pentade. The differences in the climatic regime between the climatic zones are shown on the basis of the observations at Sochi, Tashkent and Cape Cheliuskin.

УДК 581.526.5(012)

К. Ю. Голгофская

К ВОПРОСУ О КОМПЛЕКСНОСТИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ГОР И КЛАССИФИКАЦИИ КОМПЛЕКСОВ

(Получено 27 V 1963)

Понятие комплекса впервые было сформулировано Лоренсом во второй половине XIX в. на примере болотной растительности (Дохман, 1959). Термин «комплексность» как номенклатурное фитоценотическое понятие было введено в литературу (Димо и Келлер, 1907) на примере растительности полупустыни Ергенинской возвышенности. На XII съезде естествоиспытателей в 1910 г. В. Н. Сукачевым был предложен и с тех пор получил права гражданства термин «комплекс ассоциаций». По последнему определению Сукачева (Сукачев и Зонн, 1961 : 41) «комплекс ассоциаций — это растительный покров, слагающийся из многократно и закономерно чередующихся небольших участков двух или более ассоциаций, часто лишь их фрагментов, связанных с таким же закономерным чередованием условий среды, в основном почвенно-грунтовых и гидрологических».

Комплексы ассоциаций могут встречаться в любой природной зоне. Классическими примерами их принято считать растительный покров тундры, степных и полупустынных ландшафтов, значительное число описаний которых можно найти в нашей отечественной литературе (Левина, 1958). Применительно к лесной растительности, указания на категорию комплексов в литературе встречаются реже. Правда, Сукачев (1961: 41) отмечает, что «комплексы лесных ассоциаций в природе встречаются часто. Их установление имеет большое практическое значение, в частности при картировании лесной растительности».

Некоторые авторы (Коровин, 1934; Быков, 1953; Карамышева, 1961, и др.) для неоднородной растительности, кроме понятия комплекса, вводят еще категорию «сочетаний», «комбинаций» и т. д. В частности, Б. А. Быков к категории «сочетания» относит совокупность фитоценозов, приуроченных к сравнительно резко различающимся условиям внешней среды, и, в отличие от комплексов, не связанных между собою сукцессионно. З. В. Карамышева (1961), высказываясь по поводу так называемой «литогенной комплексности» полупустынной растительности, описанной Е. А. Востоковой (1956), считает, что если сообщества располагаются на различных по своему генезису поверхностях, то это не комплекс, а сочетание.

Мы полагаем, следуя мнению Ф. Я. Левиной (1958), что вводить понятие «сочетание» или «комбинация» нецелесообразно, поскольку, во-первых, каждый комплекс представляет собою сочетание, или, иными словами, совокупность растительных ассоциаций или их фрагментов. Во-вторых, всякая совокупность фитоценозов на определенной территории является составной частью природного ландшафта. Каждая ландшафтная единица может характеризоваться своими, присущими только ей, генезисом, историей развития, эволюцией растительности, определенными формами проявления процессов обмена веществом и энергией и, в результате, современными признаками, отличными от других ландшафтов (в конкретном их выражении). Поэтому все компоненты ландшафта как целого прямо или косвенно сопряжены между собою и закономерно подчинены единому направлению в развитии данного ландшафта. Пространственная сопряженность фитоценозов — членов комплекса (равно как и «сочетания» в трактовке Быкова и Карамышевой) — сама по себе в пределах определенной единицы ландшафта уже обусловливает их взаимодействие (как непосредственно друг с другом, так и через условия среды) в процессе естественного развития, а также сукцессионные связи: эндо- или экзодинамические.

Далее, по мнению Быкова, формирование комплекса обусловлено различиями в микрорельефе, а сочетания — в мезорельефе; в связь с последними указанный автор ставит приуроченность категории «сочетаний» к растительному покрову горных местностей.

Как известно, неоднородность растительного покрова обычно бывает связана с неоднородностью в условиях внешней среды и прежде всего почвенно-грунтовых и гидрологических, преломляющихся в рельефе. Исходя из этого, мы полагаем, что роль рельефа как фактора, перераспределяющего условия существования растительности, принципиально не изменится в зависимости от того, относится ли он (рельеф) к категории нано-, микро-, мезо- или макрорельефа. В частности, Л. Е. Родиным (1948) описаны растительные комплексы пустыни Кара-Кум, обусловленные мезорельефом. В горных условиях, по нашим наблюдениям, имеют место комплексы, характеризуемые как микро-, так и мезо- и макрорельефом.

Таким образом, нам представляется, что аргументы, приводимые Быковым и Карамышевой в пользу категории «сочетания» как самостоятельного номенклатурного понятия, неосновательны.

При крупномасштабном геоботаническом картографировании в Кавказском заповеднике нам пришлось столкнуться со своеобразием растительного покрова гор. Рассеченный рельеф обусловливает пестроту условий местообитания и связанные с нею разнообразие и пестроту растительных группировок и их сочетаний.

В условиях значительной сложности растительного покрова картирование таксонов фитоценотической классификации практически становится невозможным. Возникла необходимость выделения комплексных единиц и разработки их классификации.

К этому выводу в свое время пришли многие геоботаники (Дохман, 1936; Gams, 1939; Шифферс, 1960; Исаченко, 1962; Карамышева и Рачковская, 1962, и др.), работавшие в самых различных природных зонах.

Комплексность растительного покрова гор — явление принципиально отличное от примеров комплексной растительности равнинных местностей, описанных в геоботанической литературе. Факторы, обусловливающие комплексность горной растительности, очень многообразны. Здесь имеют место комплексы, возникновение которых связано с процессами эрозии и формирования сложного рельефа, процессами зарастания каменистых осыпей и россыпей, формирования растительного покрова на обнажениях коренных горных пород с различной скелетностью почвенного покрова, топоэкологическими рядами увлажнения на склонах, лавинными явлениями и пр. Основным, ведущим фактором, общим для равнинных и горных условий, является рельеф, дифференцирующий условия существования растительности.

Основные внешние признаки комплексов горной растительности отличают их от классических комплексов. Даже на первый взгляд растительность гор поражает своим разнообразием, в противоположность монотонному внешнему «однообразию» растительности пустыни или тундры. Вместе с тем здесь мы не наблюдаем и пестрого мозаичного рисунка, столь характерного для полупустынной растительности.

Комплексы растительного покрова гор обязаны присущими им признаками главным образом микро- и мезорельефу, развивающимся в результате процессов эрозии и денудации на фоне резко выраженных макросклонов. В условиях пересеченного рельефа и разнообразных сочетаний факторов внешней среды большая пространственная протяженность не

свойственна отдельным элементам комплексов (как это было отмечено Родиным, 1948, для пустынной растительности) и очень редко наблюдается для комплексов в целом (в отличие от описанных Н. А. Димо и Б. А. Келлером, 1907 и Сукачевым, 1926). Многократное закономерное чередование одних и тех же компонентов комплекса, связанное с таким же чередованием условий среды, также нехарактерно. Чаще наблюдается чередование различных по площади участков, разных по составу, как правило многочленных комплексов с различным количественным соотношением компонентов. В условиях гор комплексность присуща как луговой и ковровой растительности высокогорья, так и растительности лесного пояса. Те и другие представляют собою различные категории комплексов, о чем будет сказано ниже.

Исходя из изложенного, комплексом мы называем совокупность двух или более растительных ассоциаций (типов леса) или их фрагментов на единице территории.

Необходимо также отметить, что к настоящему времени в геоботанической литературе накопился достаточный материал о комплексной растительности различных природных зон. Среди многочисленных описаний имеют место комплексы, которые по своим признакам не укладываются в рамки ранее установившегося в геоботанике представления о комплексности растительного покрова.

Учитывая это, мы считаем своевременной постановку вопроса о пересмотре и уточнении понятия комплекса, установлении различных категорий комплексности (на основе обобщения всех имеющихся материалов) и определения классификационных единиц комплексов различного объема. Такое предложение было выдвинуто Родиным еще в 1948 г.

Единой классификации комплексных единиц растительного покрова до настоящего времени не существует. В советской геоботанической литературе этому вопросу посвящены работы ряда авторов (Дохман, 1936, 1954; Левина, 1958; Нешатаев, 1960; Блюменталь и Уин Ши-Пэн, 1961; Карамышева и Рачковская, 1962, и др.). Принципы, положенные в основу предлагаемых ими классификаций, анализируются в статье Карамышевой и Рачковской (1962).

При составлении нашей классификационной схемы мы сделали попытку расчленить растительный покров на составляющие его единицы (комплексы) и далее систематизировать их в типологические категории различного объема.

Составленная нами для Кавказского заповедника классификация в своих первых категориях тесно переплетается с классификацией Г. И. Дохман (1936, 1954), разработанной по материалам исследований растительности Мугоджар. Комплексы низшего ранга, выделенные Дохман, представлены двумя типами: комплексом «a» и комплексом «b». Комплекс «a» («комплекс Келлера» — Дохман, 1954) представляет собою сочетание ассоциаций (или их фрагментов), физиономически резко отличающихся, пространственно ограниченных, распределенных в мозаичном или поясном порядке. Ведущим фактором является микрорельеф. Выделяется и диагностируется по преобладающим членам комплекса (ассоциации) и по физиономичности. Комплексность почв обязательна. Комплекс «b» (расширенный комплекс, «комплекс Дохман», 1954) — сочетание ассоциаций, физиономически не резко отличных, без заметной мозаичности в их распределении, пространственно большей частью не столь ограниченных, как ассоциации комплекса «a». Комплексность почв отсутствует. Выделяется и диагностируется по преобладающей ассоциации. Иногда подобный комплекс является группой ассоциаций.

В горных условиях имеют место как тот, так и другой типы комплексов. Первый из них распространен преимущественно в поясе альпийской низкотравной растительности. Ведущим фактором здесь наряду с микрорельефом нередко являются изменения в почвенном покрове (различная степень выраженности почвенного покрова, его мощность, скелетность и т. д.), в ряде случаев выходы массивной горной породы. Часто этот ком-

ТАБЛИЦА 1

Ряд зарастания каменистой осыпи как пример комплекса «a» — разнотравно-злаковый комплекс

(Южный склон 30°, высота 2200 м над ур. м.)

Состав комплекса (ассоциации)	Участие в комплексе	Рельеф, почва, материнская горная порода
Не вполне сформировавшаяся растительная группировка с господством разнотравья: *Lilium monadelphum*, *Heracleum* sp., *Thalictrum triternatum*, *Achillea biserrata*, *Chamaenerium angustifolium*. Единично *Rosa* sp., *Rubus idaeus*.	20%	Крупнокаменистая осыпь, мелкозем лишь в трещинах между обломками кристаллической горной породы.
Высокое разнотравье (Chamaenerium angustifolium, Thalictrum triternatum и др.) — Festuca varia + Calamagrostis arundinacea.	30	Крупнокаменистая осыпь с пятнами мелкозема, почва не выработана.
Festuca varia + Calamagrostis arundinacea — Hedysarum caucasicum — Chamaenerium angustifolium + Thalictrum triternatum.	25	Ровный склон, почва мелкая, щебнистая, генетические горизонты не представляют полного ряда.
Festuca varia + Calamagrostis arundinacea + обычное субальпийское разнотравье.	25	Ровный склон, среднемощная горно-луговая дерновая почва.

ТАБЛИЦА 2

Топо-экологический ряд как пример лугового комплекса «b» — разнотравно-мятликово-вейниковый комплекс

(Юго-западный склон 25°, высота 2300 м над ур. м.)

Состав комплекса (ассоциации)	Участие в комплексе	Рельеф, почва, материнская горная порода
Calamagrostis arundinacea + Deschampsia caespitosa + Poa longifolia + Vicia balansae + Aconitum nasutum + разнотравье.	10%	Дно ложбины; почва горно-луговая, дерновая, тяжелосуглинистая на кристаллической горной породе.
Calamagrostis arundinacea — Poa longifolia + Vicia balansae + Ligusticum alatum — разнотравье.	60	Ровный склон; почва горно-луговая, дерновая, тяжелосуглинистая на кристаллической горной породе.
Festuca varia + Calamagrostis arundinacea + Bromus variegatus — Trifolium canescens — Agasyllis latifolia + Libanotis transcaucasica + разнотравье.	30	Верхняя, выпуклая часть склона; почва горнолуговая, дерновая, суглинистая на кристаллической горной породе.

плекс представляет собою ряд зарастания каменистых осыпей (табл. 1). Для луговой растительности субальпийского пояса более характерен второй тип комплекса. В некоторых случаях данный комплекс представляет собою топо-экологический ряд, обусловленный различной степенью увлажнения почвы по профилю мезорельефа (табл. 2).

В отличие от классификации Дохман, третья категория комплексов нашей схемы является единицей расчленения лесной растительности.

Комплексность лесной растительности представляет собою явление, отличное от комплексов луговых. Основной, наименьшей таксономической единицей мы принимаем тип леса (Сукачев и Зонн, 1961), площадь выявления которого значительно превышает площадь выявления луговых ассоциаций. Поэтому нередко пространственная протяженность одного из

компонентов лесного комплекса может соответствовать протяженности одного или даже нескольких луговых комплексов в целом.

Ведущим фактором, определяющим формирование комплексов лесной растительности, является мезорельеф, измеряемый по горизонтали сотнями и по вертикали десятками метров (Раменский, 1938). В связи с этим лесные комплексы низшего ранга мы выделяем в категорию мезокомплексов при таксономической равноценности их с комплексами луговой растительности. Аналогично луговым комплексам «a» и «b» могут быть выделены мезокомплексы «a» и «b». В наших условиях мезокомплексом «b» являются группы типов леса; сочетание участков различных типов леса, принадлежащих к одной формации (табл. 3); мезокомплексы «a» — это серии типов леса или их фрагментов (коренной тип со своими производными, при условии их территориальной сопряженности), а также сочетание участков различных типов леса или их фрагментов, принадлежащих к различным формациям (табл. 4). Мезокомплексы выделяются и диагностируются по преобладающему типу леса и физиономичности.

ТАБЛИЦА 3

Пример лесного мезокомплекса «b» — овсяницево-пихтовый мезокомплекс

(Юго-восточный склон 30°, высота 1850 м над ур. м.)

Состав мезокомплекса, типы леса или их фрагменты	Участие в мезокомплексе	Рельеф, почва, материнская горная порода
Пихтарник папоротниково-разнотравный.	25%	Вогнутая, нижняя часть крутого склона (более пологая); бурая горнолесная суглинистая почва, подстилаемая глинистым сланцем.
Пихтарник овсяницевый.	60	Ровный крутой склон; почва бурая горнолесная, на глинистом сланце.
Пихтарник вейниковый.	15	Верхняя выпуклая часть склона; почва бурая горнолесная на глинистом сланце.

ТАБЛИЦА 4

Пример лесного мезокомплекса «a» — высокотравно-пихтовый мезокомплекс

(Северный склон 20°, высота 1950—2000 м над ур. м.)

Состав мезокомплекса (типы леса или их фрагменты)	Участие в мезокомплексе	Мезорельеф, почва, материнская горная порода
Пихтарнрк высокотравный (субальпийский).	50%	Ровный склон; почва бурая, горнолесная на кристаллической горной породе.
Кленовник «парковый».	15	Пологое понижение; почва луговолесная.
Березняк рододендроповый.	25	Ровный склон, верхняя граница леса; почва луговолесная, оторфованная.
Сосняк скальный.	10	Структурные обнажения кристаллической горной породы; почвы не выработаны.

Перечисленные типы комплексов низшего ранга представляют собою не случайное сочетание ассоциаций (типов леса), а закономерное, исторически сложившееся единое целое, компоненты которого в той или иной степени сопряжены между собою. Каждый из них приурочен к определенным условиям местообитания, с которыми находится в постоянном взаимодействии. Описанные категории комплексов могут быть отражены на детальных крупномасштабных геоботанических картах (1 : 5000—1 : 25 000).

Более крупной и более сложной классификационной единицей является макрокомплекс, объединяющий единицы низшего ранга: комплексы и мезокомплексы. Макрокомплекс представляет собою комплекс комплексов (соответственно мезокомплексов), нередко физиономически хорошо различающихся. В макрокомплексе могут сочетаться также луговые комплексы с лесными мезокомплексами (или участками типов леса). Примеры отдельных макрокомплексов приводятся в табл. 5—8.

ТАБЛИЦА 5

Пример лугового среднетравного мезофильного макрокомплекса — разнотравно-пестроовсяницево-вейниковый макрокомплекс

(Юго-западный склон 30°, высота 2500 м над ур. м.)

Состав макрокомплекса (комплексы «a» и «b»)	Участие в макрокомплексе	Ассоциации	Рельеф, почвы, материнская горная порода
Разнотравно-пестроовсяницево-вейниковый комплекс (b).	50%	Calamagrostis arundinacea + Festuca varia + Poa longifolia + Anemone fasciculata — разнотравье.	Относительно ровные склоны; почва горнолуговая дерновая тяжелосуглинистая среднемощная на кристаллической породе.
Разнотравно-гераниево-пестроовсяницевый комплекс (a).	25	Festuca varia — Geranium gymnocaulon + +разнотравье.	Выпуклый склон с микрозападинками; почва горнолуговая дерновая маломощная.
Гераниево-рододендроновый комплекс (a).	5	Заросли рододендрона кавказского.	Северные микросклоны; почва горнолуговая торфянистая на кристаллической горной породе.
Низкотравный альпийский комплекс (a).	10	Ассоциации с господством луговика извилистого, колокольчика трехзубчатого, пупавки Рудольфа.	По верхним частям положительных элементов рельефа, маломощная горнолуговая почва.
Несформировавшиеся фитоценозы на каменистой осыпи.	10	—	Каменистая осыпь, кристаллическая порода.

Ведущим фактором в наших условиях является мезорельеф. Выделяются и диагностируются макрокомплексы по преобладающим комплексам или мезокомплексам и по физиономичности. Макрокомплекс является основной наименьшей единицей расчленения растительного покрова горных районов при обобщенном крупномасштабном картографировании (1 : 50 000—1 : 200 000).

Различные сочетания фитоценозов (комплексы, мезокомплексы, макрокомплексы), обусловленные определенными сочетаниями условий внешней среды на единице территории, являются компонентами географического ландшафта. По своему объему они могут быть приравнены к фациям ландшафтоведов (Раменский, 1938; Берг, 1945; Солнцев, 1948, 1961) — наиболее простой (в понимании указанных авторов) и далее неделимой части ландшафта. Биогеоценологическое направление в фитоценологии (Сукачев, 1945; 1949) и ландшафтоведении определило наименьшее и неделимое слагаемое ландшафта — биогеоценоз, границы которого совпадают с границами растительной ассоциации (в конкретном выражении). Следовательно охарактеризованные категории комплексов могут объединять в себе несколько биогеоценозов. Являясь составной частью природного ландшафта и характеризуя определенную территорию, макроком-

ТАБЛИЦА 6

Пример лугового среднетравного слабоостепненного макрокомплекса — слабо остепненный разнотравно-вейниковый макрокомплекс

(Южный склон 30—31°, высота 1970—1980 м над ур. м.)

Состав макрокомплекса (комплексы «a» и «b»)	Участие в макрокомплексе	Ассоциации	Рельеф, почвы, материнская горная порода
Разнотравно-вейниковый комплекс (b).	35%	Calamagrostis arundinacea + Brachypodium pinnatum + Galega orientalis + Trifolium medium + разнотравье.	На ровном склоне; почва горнолуговая дерновая суглинистая на рухляке конгломерата.
Остепненный разнотравно-вейниковый комплекс (b).	20	Calamagrostis arundinacea + Brachypodium pinnatum + Libanotis transcaucasica + лугово-степное разнотравье.	По положительным элементам рельефа; почва горнолуговая легкосуглинистая на рухляке конгломерата.
Высокотравный разнотравно-злаковый комплекс (b).	25	Secale kuprijanovii + Dactylis glomerata + Poa longifolia + разнотравье.	По отрицательным элементам рельефа; на мощной горнолуговой дерновой почве.
Несомкнутые группы крыжовника и спиреи городчатой на каменистой осыпи.	20	Группы: Grossularia reclinata; Spiraea crenata; свободные участки осыпи.	Крупные обломки кристаллической горной породы.

плексы (как соответственно комплексы и мезокомплексы) представляют собою единицы ландшафтного порядка и могут быть положены в основу геоботанического и ландшафтного районирования местности.

Дальнейшая типизация единиц нашей системы идет по линии их укрупнения. Так, макрокомплексы могут быть объединены в более сложные, обобщенные таксономические единицы — группы макрокомплексов. В одну группу объединяются макрокомплексы с преобладанием экологически и физиономически сходных растений, групп растений или комплексов, и приуроченные к однородным формам рельефа. В сводной табл. 9 в качестве примера приводится характеристика группы кривоствольных макрокомплексов.

Следующей таксономической единицей классификации является класс макрокомплексов, объединяющий группы макрокомплексов по принципу однородности жизненных форм растений, преобладающих в группах. Таким образом, можно различать классы лесных, кустарниковых, кустарничковых, луговых и прочих макрокомплексов.

Одной из основных особенностей растительности Кавказа является достаточно отчетливо прослеживаемое высотнозональное (поясное) распределение ее в связи с различиями в климатических условиях разных высотных уровней. Так, на территории заповедника представлены 5 природных поясов: нивальный, субнивальный, альпийский, субальпийский и лесной. Каждый из них характеризуется определенным климатическим режимом: температурным, выпадения осадков, влажности воздуха и т. д. При этом наблюдаются заметные различия в составе растительности и внутри указанных поясов, между отдельными их частями. В особенности это относится к растительности лесного пояса. Указанные различия позволяют выделить в наших условиях среднегорную — 600—1700 (1800) м над ур. м. и верхнегорную — 1700—2100 (2200) м над ур. м. ступени лесного пояса, а также нижне- и верхнесубальпийскую и нижне- и верхнеальпийскую ступень высокогорных поясов.

Растительность каждой высотной ступени характеризуется своими ведущими и сопутствующими, зональными и интразональными ценозами,

ТАБЛИЦА 7

Пример лесного макрокомплекса полосы пихтовых лесов — сосново-овсяницево-пихтовый макрокомплекс

(Южный склон 30°, высота 1650—1900 м над ур. м.)

Состав макрокомплекса (мезокомплексы «a» и «b»)	Участие в макрокомплексе	Типы леса (ассоциации)	Рельеф, почва, материнская горная порода
Овсяницево-пихтовый.	50%	Пихтарник овсяницевый.	Ровный склон, почва бурая горнолесная суглинистая, на глинистых сланцах.
Скально-сосновый.	10	Фрагменты сосняка скального.	На скальных выходах кристаллической горной породы.
Вейниково-сосновый.	20	Фрагменты сосняка вейникового.	На крутых ровных склонах в промежутках между скалами.
Лавинно-мелколесный.	20	Группы лиственных пород: березы, ивы, бука, рябины и др.	По краю канала стока лавины; примитивная горнолесная почва на глинистых сланцах.

ТАБЛИЦА 8

Пример лесного макрокомплекса полосы верхнего предела леса — кривоствольно-березовый макрокомплекс

(Северо-восточный склон 30—33°, высота 2000—2150 м над ур. м.)

Состав макрокомплекса (мезокомплексы «a» и «b»)	Участие в макрокомплексе	Типы леса (ассоциации)	Рельеф, почва, материнская горная порода
Березовое криволесье (b).	65%	Березняк рододендроновый.	Ровные склоны, луговолесные, оторфованные почвы на кристаллической горной породе.
Сосняк скальный (b).	10	Фрагменты сосняка скального.	На выходах кристаллической горной породы.
Скальные обнажения.	15	Растительный покров не выражен.	Выходы кристаллической горной породы.
Высокотравно-разнотравный (a).	10	Фрагменты разнотравного субальпийского высокотравья и зарослей *Petasites* sp.	По пониженным местам, на мощных горнолуговых почвах.

своими особенностями во взаимоотношениях растительных сообществ между собою и с условиями среды.

В горных условиях зональными являются растительные сообщества, местообитания которых связаны с «нормальными склонами» (Шифферс, 1951 г.), т. е. относительно ровными средней крутизны (до 30°) и преобладающего в данной местности направления, в определенных высотных пределах. В Кавказском заповеднике, например, для луговой растительности субальпийского пояса зональными представляются сообщества вейниковой (*Calamagrostis arundinacea*) 2100—2300 м над ур. м. и пестроовсяницевой (*Festuca varia*) 2300—2500 (2600) м над ур. м. формаций. В пределах распространения вейниковых лугов участки пестроовсяницевой формации приурочены, как правило, к более выпуклым элементам рельефа пре-

ТАБЛИЦА 9

I. Сводная таблица группы кривоствольных макрокомплексов (*а—ж*) полосы верхнего предела леса

	а Кривоствольно-березовый	*б* Субальпийско-кленовый кривоствольно-березовый	*в* Пихтово-кривоствольно-березовый	*г* Лавинно-кривоствольно-березовый	*д* Скально-сосново-кривоствольно-березовый	*е* Кривоствольно-кленово-березовый	*ж* Пихтово-кривоствольно-березово-буковый	Всего по группе
Рельеф	относительно ровные крутые склоны	ровные склоны, чередующиеся с мезопонижениями	выпуклые склоны, нередко каменистые	относительно ровные склоны, граничащие с лавинными ложбинами	ровные склоны со скальными обнажениями горных пород	относительно ровные склоны	выпуклые склоны	—
Преобладающая почва	горная лугово-лесная	горная луговолесная	горная лугово-лесная	примитивная горная луговолесная	горная лугово-лесная	горная луговолесная	горная лугово-лесная	—
Преобладающая экспозиция	северо-западная	северная	северная	северная	западная	северо-восточная	юго-западная	—
Преобладающая крутизна склона	30—40°	30°	20—30°	25—35°	30°	30°	30°	
Пределы абсолютных высот	1750—2250	1800—2250	1750—2300	1700—2200	1700—2500	1800—2250	1750—2100	—
Число контуров (выделов)	15	2	8	5	5	6	1	42

II. Встречаемость мезокомплексов в составе макрокомплексов *а—ж*

Мезокомплексы «а», мезокомплексы «b» (группы типов леса), типы леса в составе макрокомплексов (*а—ж*)	по числу контуров	в процентах от общего числа контуров	по числу контуров	в процентах от общего числа контуров	по числу контуров	в процентах от общего числа контуров	по числу контуров	в процентах от общего числа контуров	по числу контуров	в процентах от общего числа контуров	по числу контуров	в процентах от общего числа контуров	по числу контуров	в процентах от общего числа контуров	по числу контуров	в процентах от общего числа контуров
	а	*а*	*б*	*б*	*в*	*в*	*г*	*г*	*д*	*д*	*е*	*е*	*ж*	*ж*	*а—ж*	*а—ж*
Березняк рододендроновый	12	84	2	—	6	78	4	80	5	100	5	85	—	—	34	81
Березняк разнотравный	10	70			5	65	3	60	1	20	1	17			20	48
Лавинное мелколесье	3	21			6	78	5	100	3	60	1	17	1		18	43
Пихтарник каменистых склонов	2	14	—	—	1	13	1	20	2	40		—	1		7	14
Травянистая растительность	7	49			3	39	1	20	2	40	3	50	1		16	39
Сосняк скальный	2	13			1	13	1	20	4	80	2	34			11	26
Каменистые осыпи	2	13		—	—	—	—	—		—	2	34			4	10
Заросли кавказского рододендрона	5	35		—	—	—	—	—			3	50			7	14
Скальные обнажения горной породы	4	28		—	1	13	1	20		—	2	34			7	14
Пихтарник вейниковый	1	7			1	13	—	—			—	—			2	5
Березово-кленовое криволесье	1	7	—		—	—			—		2	34			3	7
Субальпийский «парковый» кленовник	—	—	2		1	13	—					—			3	7
Пихтарник субальпийский	—	—	—	—	4	52		—				—			4	10
Кленовое криволесье	—	—	—		—	—		—			4	68			4	10
Буково-березовое криволесье	—		—	—	1	13	—	—	—			—	1		2	5
Верхнегорный хвойно-лиственный	—				4	52	1	20	—		2	34			7	14
Лиственное криволесье	1	7		—	1	13	1	20			—	—			2	5
Скальное мелколесье	—	—			—	—	1	20							1	2
Сосняк вейниковый	—	—					1	20	1	20					2	5
Березовое редколесье	2	13	—				—	—							—	—

1 Процент встречаемости вычислялся в случае наличия не менее четырех контуров данного макрокомплекса.

преимущественно южной ориентации. Соответственно среди лугов с господством пестрой овсяницы фрагменты вейниковых лугов встречаются главным образом по северным и вогнутым склонам. В данном случае и те и другие представляют собою участки экстразональной растительности. Интразональными в пределах субальпийского пояса являются сообщества с господством мятлика длиннолистного *Poa longifolia*, приуроченные к ложбинам и другим понижениям, и щучки дернистой *Deschampsia caespitosa*, приуроченные к условиям повышенного увлажнения и др.

В полосе темнохвойных лесов зональной лесной формацией являются пихтарники (до 2000 м над ур. м.), занимающие все без исключения склоны с наилучшими для произрастания леса почвенными условиями. Интразональными в этих условиях являются, например, сосняки, вытесненные на скалистые и узкие гребни хребтов, участки смешанно-широколиственных лесов и кленовников, приуроченных к ложбинам и к присклоновым террасовидным площадкам, т. е. к местообитаниям с повышенным проточным увлажнением, и некоторые другие.

Наши комплексные единицы всех рангов могут представлять собою как сочетание только зональных или только интразональных, так и сочетание зональных и интра- или экстразональных ассоциаций. Преобладание тех или других дает основание для объединения групп макрокомплексов в подклассы зональных или интразональных макрокомплексов.

Высшей таксономической единицей комплексной растительности является тип макрокомплексов, который представляет собою совокупность всех растительных макрокомплексов в пределах высотных растительных поясов. Исходя из этого можно различать тип макрокомплексов лесного пояса, субальпийского пояса и т. д.

Каждой высотной ступени соответствует определенная мозаика макрокомплексов, характерных для общего фона условий местообитания, определяемого высотой над уровнем моря, экспозицией склона и принадлежностью к тому или иному растительному поясу в пределах того или иного геоботанического района. Указанная высшая таксономическая единица — тип макрокомплексов делится на более мелкие подтипы, соответствующие выделенным нами высотным ступеням.

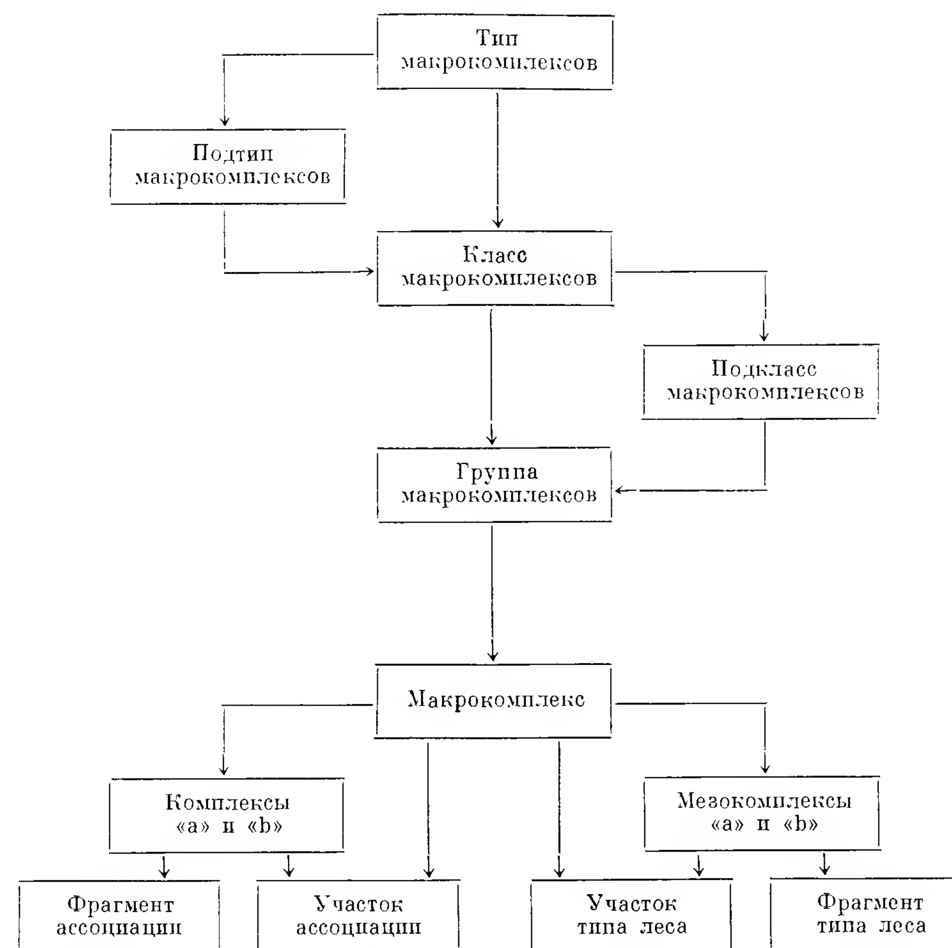
Так, например, различаются подтип верхнегорных и подтип среднегорных макрокомплексов. Сюда включаются лесные, луговые и прочие зональные и интразональные макрокомплексы, характерные для данных высотных ступеней.

Описанные единицы комплексов в их соподчинении представлены на схеме.

Предлагаемая классификация комплексов построена на основе двух принципов: объединения участков комплексных единиц различного объема, разобщенных территориально, по признакам сходства состава ведущих элементов комплексов и количественного соотношения всех компонентов, входящих в комплекс; вместе с тем использовался также путь объединения участков комплексов по принципу их территориальной близости. Таким образом, классификация включает типологические единицы как фитоценотического, так и регионального порядка. Некоторые из них могут быть одновременно и теми и другими. Так, единицы низшего ранга (до макрокомплекса включительно), а также наивысшего ранга (тип и подтип) являются единицами и фитоценотическими и региональными, тогда как класс, подкласс и группа макрокомплексов — суть только фитоценотические единицы.

Исходя из указанных особенностей классификационных единиц, разработанная нами классификация может быть положена в основу как геоботанического районирования территории, так и в основу составления легенды геоботанической карты. При обобщенном крупномасштабном картировании, когда наименьшей единицей расчленения растительности является макрокомплекс, классификационная схема будет отвечать нашей схеме.

СХЕМА КЛАССИФИКАЦИОННЫХ ЕДИНИЦ КОМПЛЕКСОВ



Для легенды детальной крупномасштабной карты (1 : 5000—1 : 25 000) классификация может быть составлена по той же схеме, но минуя макрокомплекс, поскольку наименьшей единицей в этом случае будут комплексы и мезокомплексы. Соответственно будут выделяться группы, классы комплексов (мезокомплексов) и т. д.

Мы полагаем, что наша классификационная схема окажется полезной как при изучении природных растительных комплексов, так и при крупномасштабном картографировании их.

ЛИТЕРАТУРА

Берг Л. С. (1945). Фации, географические аспекты и географические зоны. Изв. Всес. геогр. общ., 77, 3.— Блюменталь И. Х. и Уин Ши-Пэн. (1961). Типы комплексов растительного покрова на сухостепном (Терсакканском) стационаре. В кн.: Материалы Казахстанской конференции по проблеме «Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение».— Быков Б. А. (1953). Геоботаника. — Востокова Е. А. (1956). О влиянии литологических условий на комплексность растительного покрова полупустыни. Бюлл. МОИП; отд. биолог., 61 (I). — Димо Н. А. и Б. А. Келлер. (1907). В области полупустыни. Очерки и заметки по флоре юга Царицынского уезда. — Дохман Г. И. (1936). О некоторых классификационных единицах комплексов. Землеведение, XXXVIII, 3. — Дохман Г. И. (1954). Растительность Мугоджар. — Дохман Г. И. (1959). К истории понятия комплекса. Бюл. МОИП, отд. биолог., 64, 6. — Исаченко Т. И. (1962). Принципы и методы генерализации при составлении геоботанических карт крупного, среднего и мелкого масштаба. В кн.: Принципы и методы геоботанического картографирования. — Карамышева З. В.

(1961). О петро-литогенной комплексности растительного покрова каменистых степей
Центрально-Казахстанского мелкосопочника. Бот. журн., 8. — К а р а м ы-
ш е в а З. В. и Е. И. Р а ч к о в с к а я. (1962). Опыт крупномасштабного карти-
рования. В кн.: Принципы и методы геоботанического картографирования. — К о-
р о в и н Е. П. (1934). Растительность Средней Азии и южного Казахстана. — Л е-
в и н а Ф. Я. (1958). Комплексность и мозаичность растительности и классификация
комплексов. Бот. журн., 12. — М а з и н г В. В. (1962). Некоторые вопросы крупно-
масштабного картирования растительности. В кн.: Принципы и методы геоботани-
ческого картографирования. — Н е ш а т а е в Ю. Н. (1960). О комплексности расти-
тельного покрова и комплексах растительности Кара-Кумов. Уч. зап. ЛГУ, 290.
сер. биолог. наук, 48. — Р а м е н с к и й Л. Г. (1938). Введение в комплексное
почвенно-геоботаническое исследование земель. — Р о д и н Л. Е. (1948). Материалы
к изучению растительности Северных и Заунгузских Каракумов. Тр. БИН АН СССР.
сер. III, Геоботаника, 5. — С о л н ц е в Н. А. (1948). О морфологии природного
географического ландшафта. Вопр. географ., 16. — С о л н ц е в Н. А. (1961). Не-
которые дополнения и уточнения в вопросе о морфологии ландшафта. Вестн. МГУ.
сер. 5, География, 3. — С у к а ч е в В. Н. (1926). Растительные сообщества. (Вве-
дение в фитосоциологию). — С у к а ч е в В. Н. (1945). Биогеоценология и фито-
ценология. ДАН СССР, 47, 6. — С у к а ч е в В. Н. (1949). О соотношении понятий
географический ландшафт и биогеоценоз. Вопр. географ., 16. — С у к а ч е в В. Н..
С. В. З о н н. (1961). Методические указания к изучению типов леса. — Ш и ф-
ф е р с Е. В. (1960). Генерализация легенды и конкретность содержания выделов
геоботанической карты. Картография растительного покрова. — G a m s H. (1939).
Die Hauptrichtungen der heutigen Biozönotik. Chronica Botanica, 5.

Кавказский
государственный
заповедник.

ON THE PROBLEM OF THE COMPLEX CHARACTER OF THE MOUNTAIN VEGETATION; CLASSIFICATION OF THE COMPLEXES

By K. J. Golgofskaya

SUMMARY

The article comprises a critical analysis of the concept of a «complex». The complex character of the vegetational cover of mountains (including the forest vegetation) is substantiated. A tentative scheme is proposed for the classification of the typological units of the complexes from higher to lower ranks.

УДК 581.14:582.632

С. Я. Соколов

РОСТ И РАЗВИТИЕ РАЗВЕТВЛЕННОГО ГОДИЧНОГО ПОБЕГА У СЕРОЙ ОЛЬХИ (ПО НАБЛЮДЕНИЯМ 1958 г.)

С 9 рисунками

(Получено 16 I 1963)

В 1958 г. в Отрадном были продолжены наши наблюдения за ростом и развитием серой ольхи (см. «Ботанический журнал», № 12, 1963).

7 V 1958 серая ольха в Отрадном еще пылила, но была уже близка к отцветанию; озеро было покрыто льдом, в лесу местами лежал снег. 12 V бо́льшая часть зеркала озера освободилась от льда. Лишь 23 V у серой ольхи почки раскрылись и появился первый лист. Температура воздуха в это время была в среднем 8.5° и в максимуме 20°, а длина дня — около 18 часов. 9 VI в трехлетней семенной заросли ольхи вдоль сточной канавы были выбраны одинаково развитые и рядом стоящие 6 деревцов. Начиная с этого дня у них периодически измерялся рост главного и всех боковых стеблей, отмечалось количество листьев на них, время появления и количество силлептических побегов. Последние начали появляться между 18 и 30 VI. 2 VII была выбрана для последующих наблюдений еще одна ольха, № 7, на которой периодически измерялись все междоузлия как на главном стебле, так и на силлептических побегах, возникающих в пазухах листьев на нем. Кроме того, отмечалась окраска стеблей, степень одревеснения их, окраска и изменение сложения листовой пластинки (гофрированность у молодого листа, морщинистость в последующем и полная расправленность у взрослого листа).

На рис. 1—6 даны кривые текущего среднесуточного прироста главного и боковых побегов шести деревцов ольхи. Там же указано количество листьев на них и номера пазух листьев, откуда появлялись силлептические дочерние ветви (ветви I порядка). Сезонный ход основных метеорологических элементов взят по наблюдениям на метеорологической станции здесь же, на стационаре в Отрадном.

Из рассмотрения кривых текущего среднесуточного прироста прежде всего видно, что ни один побег ольхи не растет по одновершинной кривой; кривые прироста имеют две, три и даже четыре вершины (ольхи №№ 1 и 2 были сломлены 15 VII и 31 VII).

Из этих кривых также видно, что особенности прироста побегов у ольхи и другие отмеченные однотипные фенологические явления у нее происходят на отдельных деревьях и на отдельных побегах то одновременно, то разновременно. Так как все это совершается на фоне динамики одних и тех же ведущих экологических факторов, то несомненно, что реакция на них у отдельных деревьев и побегов довольно различна. Это видно из обобщения, изложенного в табл. 1.

После довольно сильного падения температуры 6 VI и падения относительной влажности воздуха 7 VI оба эти метеорологические элемента стали возрастать; 10 и 11 VI выпали значительные осадки (рис. 1. табл. 1). В результате за период с 9 по 14 VI все измеряемые побеги (51 шт.) имели энергичный текущий среднесуточный прирост и довольно интенсивное листообразование.

ТАБЛИЦА 1

Главнейшие метеорологические элементы, рост и развитие побегов серой ольхи в Отрадном в 1958 г.

Даты наблюдений	Амплитуда температуры (в °С)			Относительная влажность воздуха (в %)	Количество осадков (в мм)	Длина дня, часов и минут (приблизенно)	Процент побегов с текущим среднесуточным приростом				Появление за 5 дней на 1 побег		Общее число опавших листьев
	максимум	средняя	минимум				увеличивающимся	стабильным	падающим	остановившимся	новых листьев	новых силлептических побегов	
9—14 VI	13.0—20.0	10.5—14.0	5.0—12.0	81—94	21.3	19.7	**100**	0	0	0	0.7	0	
5—18 VI	12.5—18.5	8.0—15.5	4.5—6.5	79—91	0	19.20	35.3	3.9	**60.8**	0	1.0	0	
19—30 VI	14.5—26.0	12.5—19.5	5.0—15.5	73—99	20.3	19.11	**96.1**	0	3.9	0	1.0	0.3	
1—6 VII	13.5—25.5	8.—19.5	4.5—16.0	49—96	78.9	19.6	**62.7**	2.0	35.3	0	1.0	0.9	
7—11 VII	16.0—20.0	11.5—15.0	8.0—13.0	79—98	1.2	18.52	5.9	0	**94.1**	0	0.5	0.3	
12—21 VII	12.5—21.0	9.0—19.0	8.0—14.5	79—99	13.1	18.2	**50.0**	4	46.0	0	0.5	0.3	
22—26 VII	17.0—25.5	13.0—16.5	7.5—12.5	89—98	10.9	18.00	20.5	12.8	**66.7**	0	0.4	0.3	
27—31 VII	20.0—28.0	14.5—20.5	—	89—98	2.5	17.57	**63.2**	15.8	18.4	2.6	0.7	0.2	
1—13 VIII	14.5—22.5	12.0—17.0	—	91—100	51.0	16.03	3.2	0	**93.6**	3.2	0.6	0	8
14—18 VIII	15.5—21.5	14.0—17.0	—	89—98	24.3	15.32	3.2	0	**64.5**	32.3	0.6	0	33
19—23 VIII	11.5—19.5	10.0—11.5	—	88—99	0	15.03	3.2	6.5	35.5	**54.8**	0.2	0	9
24—VIII	17.0—20.5	11.0—17.5	8.5—13.5	92—100	9.2	14.36	0	0	16.1	**83.9**	0.006	0	67
2—IX													

11—15 VI температура снизилась на 4—7° и в период 15—18 VI также была ниже, чем в предыдущее время; влажность воздуха также снизилась: осадков не выпадало. Похолодание и небольшое иссушение воздуха вызвали падение текущего прироста почти у $^2/_3$ числа побегов, но на фоне возрастающей длины дня они способствовали интенсивности листообразования.

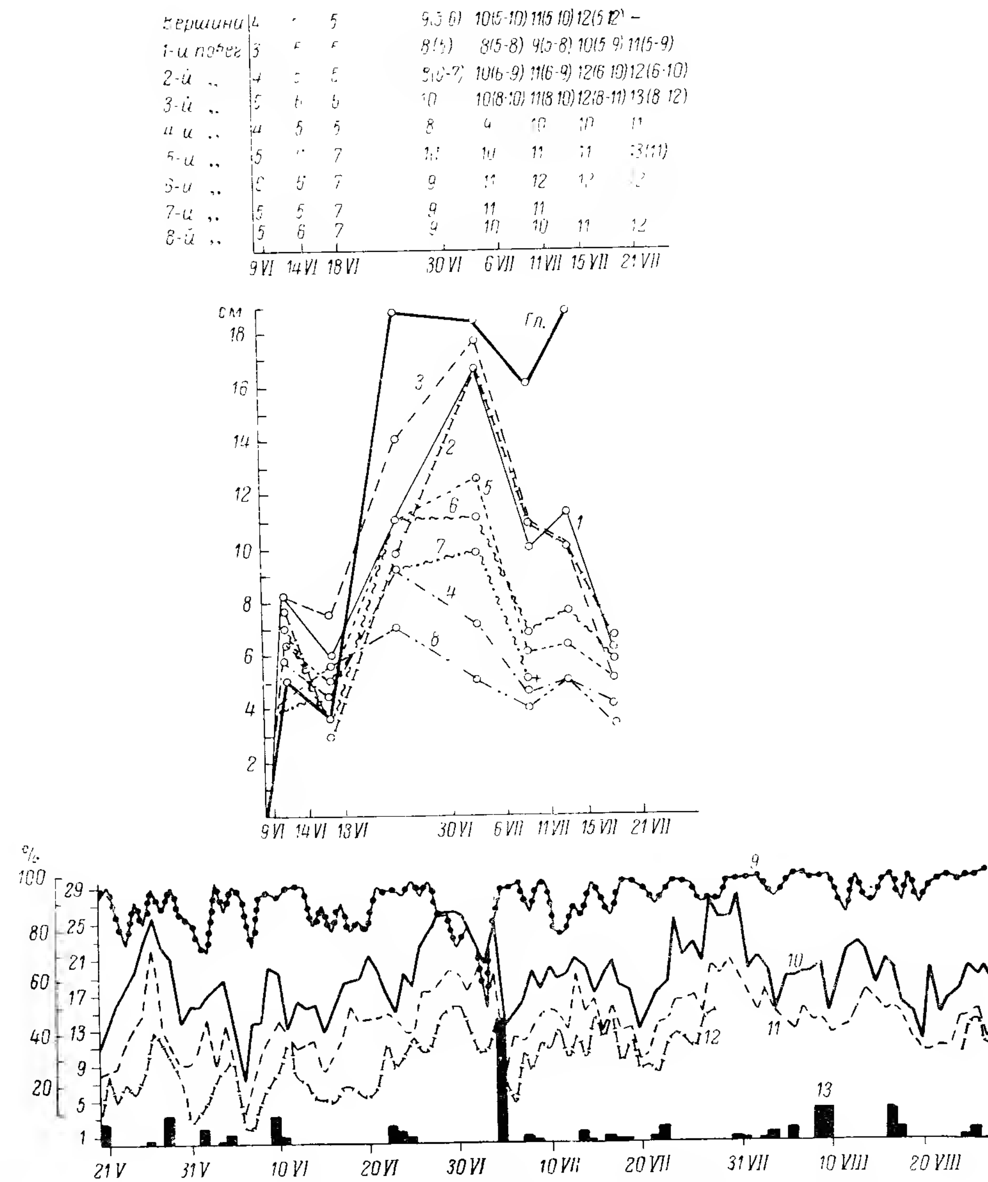


Рис. 1. Текущий среднесуточный линейный прирост побегов ольхи № 1.

Гл. — главный побег; боковые побеги: *1* — 1-й побег (считая сверху), *2* — 2-й побег, *3* — 3-й побег, *4* — 4-й побег, *5* — 5-й побег, *6* — 6-й побег, *7* — 7-й побег, *8* — 8-й побег; метеорологические элементы: *9* — относительная влажность воздуха, *10* — максимальная температура воздуха, *11* — средняя температура воздуха, *12* — минимальная температура воздуха, *13* — осадки. *Цифры над графиком* — количество листьев на побегах; *цифры в скобках* — номера листьев (считая снизу), в пазухах которых имеются силлептические побеги.

С 19 по 30 VI состояние прироста резко меняется; текущий прирост у 96.1 % побегов становится увеличивающимся и лишь у 3.9% побегов падающим; это нельзя не поставить в связь с общим поднятием температуры, особенно к концу периода и с выпадением значительного количества осадков 23—25 VI. В этот промежуток времени на вершинных побегах четырех деревцов, на вторых побегах у четырех деревцов и у трех деревцов на третьих побегах в пазухах 5—7 (9-го) листьев появились первые силлептические побеги; самые верхние из них, т. е. самые молодые, сидят в пазухах

2—3 (4-го) листа от вершины. Позднее молодые силлептические побеги появляются совершенно одновременно с новым развертывающимся листом. Следовательно, меристема, только что обособившаяся от конуса нарастания главного побега и нормально образующая почку, впадающую зимой в стадию покоя, оказывается у ольхи сразу энергично жизнедеятельной; она немедленно приступает к построению нового дочернего или, иначе говоря, силлептического побега. На первых порах темп образования силлептических побегов несколько запаздывает по отношению к темпу листообразования (0.3 в отношении к 1.0).

	9 VI	14 VI	18 VI	30 VI	6 VII	11 VII	21 VII	26 VII	31 VII
Вершина	5	5	6	10(5-8)	11(5-10)	12(5-[illegible])	12(5-12)	13(5-12)	15(5-14)
1-й побег	4	4	4	8	9(7-9)	10(5-9)	11(5-11)	12(5-12)	13(5-12)
2-й „	4	5	6	8(7)	11(7-9)	11(7-9)	12(7-11)	13(6-11)	13(6-11)
3-й „	5	5	6	10	11	11	13	14	14(8)
4-й „	5	6	6	9	9	11(10)	13(10-11)	13(9-11)	13(9-11)
5-й „	5	6	7	9	11	11	13	13	13
6-й „	5	6	6	8	9	9	10	10	10
7-й „	5	5	6	8	10	10	11	11	11

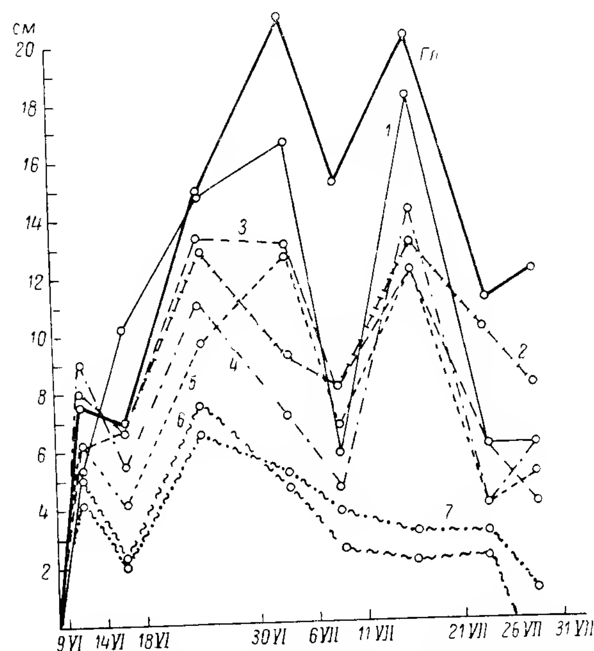


Рис. 2. Текущий среднесуточный линейный прирост побегов ольхи № 2.

Обозначения те же, что на рис. 1.

С 1 по 6 VII становится холоднее; температура дает два резких скачка вниз, особенно резкий 6 VII; 3 VII небывало низко (до 49%) падает относительная влажность, а 5 VII проходит ливень (78 мм). В результате у 35.3% побегов текущий прирост падает по сравнению с предыдущим периодом, у 2% он становится стабильным и у 62.7% остается возрастающим. Листообразование держится на высоком уровне, а образование новых силлептических побегов становится наиболее энергичным и приравнивается к темпу листообразования.

С 7 по 11 VII температура стоит на относительно низком уровне, хотя после падения 6 VII она и поднялась; влажность воздуха довольно высока, хотя и сильно колеблется, осадки совершенно незначительны. Динамика текущего прироста побегов резко меняется: у 94.1% побегов прирост становится падающим, темп листообразования и новообразования силлептических побегов также сильно падает.

Так как в последующем (12—21 VII), при примерно том же уровне экологических факторов, половина числа побегов приобретает увеличивающийся текущий прирост, то падение его с 7 по 11 VII, вероятно, следует рассматривать как последействие минимума температуры, бывшего 6 VII (4.5°). Тем же самым, а также низким уровнем температуры вплоть до 26 VII следует объяснить новое ухудшение динамики текущего

прироста и между 22—26 VII и падение энергии листообразования. Что же касается темпа образования силлептических побегов, то, достигнув своего максимума между 1 и 6 VII, он далее резко упал и держится в этот период некоторого похолодания на одном низком уровне.

С 27 по 31 VII становится значительно теплее при высокой влажности воздуха, в результате чего у 63.2% побегов текущий прирост возрастает; однако у остальной части побегов прирост находится в депрессии и у 2.6% прекращается совершенно; листообразование возрастает; в небольшом количестве образуются последние силлептические побеги. Прекращение ростовых процессов хотя и на небольшом количестве побегов сигнализирует уже о начале осенних явлений у ольхи.

	9 VI	14 VI	18 VI	30 VI	6 VII	11 VII	21 VII	26 VII	31 VII	13 VIII	18 VIII	23 VIII	2 IX
Вершина	4	4	4	9(5)	10(5-10)	11(5-11)	13(5-12)	13(5-13)	15(5-13)	16(5-13)	19(5-13)	20(5-13)	20(5-13)
1-й побег	3	4	5	7(7)	9(7-8)	9(7-9)	10(7-10)	10(7-10)	10(7-10)	12(7-10)	14(7-10)	14(7-10)	15(7-10)
2-й „	4	5	5	9(6)	9(6-9)	12(6-9)	13(6-10)	13(6-10)	14(6-10)	16(6-10)	17(6-10)	17(6-10)	17(6-10)
3-й „	4	5	6	9(7)	10(7-9)	10(7-9)	11(7-9)	11(7-9)	12(7-9)	17(7-9)	18(7-9)	18(7-9)	18(7-9)
4-й „	4	4	6	8	9	9	11	12	12	14	14	14	14
5-й „	5	6	7	8	10	11	13	13	14(9)	16(9)	16(9)	17(9)	17(9)
6-й „	5	5	7	9	9	9	12	13	13	13	13	13	13
7-й „	4	4	4	6	7	7	8	9	9	9	9	10	10

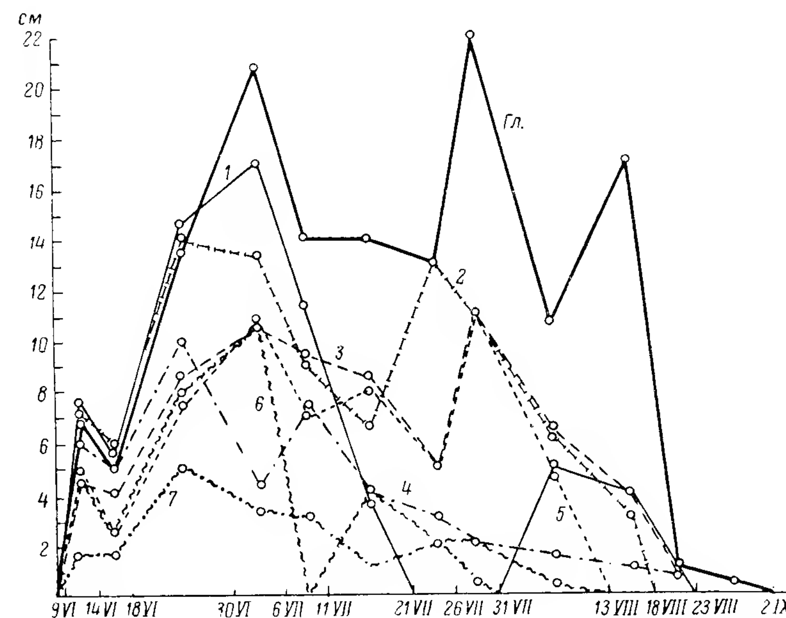


Рис. 3. Текущий среднесуточный линейный прирост побегов ольхи № 3.

Обозначения те же, что на рис. 1.

Позднее, в течение августа, хотя температура и остается на довольно высоком уровне, большинство побегов имеет снижающийся прирост; в период с 19 по 23 VIII большая часть побегов перестает расти. Листопад начинается с первой декады августа (опадают самые нижние листья на побегах), хотя в это же время идет и энергичное образование новых листьев, продолжающееся и во второй декаде августа, когда листопад уже значительно возрастает и захватывает типичные для ольхи листья срединной формации. Новообразование листьев в очень малом темпе продолжается и в начале сентября, когда листопад уже силен, а подавляющая часть побегов прекратила рост.

Окончание или общее падение прироста побегов у серой ольхи в начале августа невозможно объяснить только одним относительно небольшим падением температуры, так же как и раннее начало листопада. Весной 7 V ольха, как это указано ранее, отцветала; длина дня в это время равна 16—17 часам. Следовательно, начало ростовых процессов происходит у ольхи при значительно более низкой температуре чем та, при которой они начинают прекращаться; 23 V почки у ольхи открываются, температура стоит в это время на уровне 10° с максимумом 17° и минимумом 5°, т. е. также значительно ниже, чем в августе и начале сентября; длина дня в это время около 18 часов. В начале августа текущий прирост побегов у ольхи начинает сильно падать при 16-часовом дне и прекращается у значительного количества побегов при 15-часовом дне; подавляющий максимум побегов прекращает рост при $14^1/_2$-часовом дне. Сокращением длительности дня и следует, по-видимому, объяснить раннее начало

	9 VI	14 VI	18 VI	30 VI	6 VII	11 VII	21 VII	26 VII	31 VII	13 VIII	18 VIII	23 VIII	2 IX
Вершина	4	4	7	9(6)	11(6-10)	11(6-11)	14(6-13)	14(5-14)	14(5-15)	18(5-15)	19(5-15)	20(5-15)	20(5-15)
1-й побег	3	4	5	8(6)	9(6-9)	10(6-9)	12(6-10)	13(6-11)	13(6-11)	16(6-11)	17(6-11)	18(6-11)	18(6-11)
2-й „	4	5	6	9(7)	9(7-9)	10(7-9)	12(6-9)	12(6-10)	12(6-10)	16(6-10)	16(6-10)	16(6-10)	16(6-10)
3-й „	4	6	6	9	10(8-10)	11(8-10)	13(8-10)	13(7-10)	13(7-10)	16(7-10)	16(7-10)	16(7-10)	16(7-10)
4-й „	5	6	7	9	10	11	13(9-10)	13(8-10)	13(8-10)	16(8-10)	17(8-10)	17(8-10)	17(8-10)
5-й „	4	6	6	9	10	11	–	–	–	–	–	–	–
6-й „	5	5	7	9	10	10	12	12	12	13	13	13	13
7-й „	5	6	6	8	10	10	12	12	14	15	16	16	16

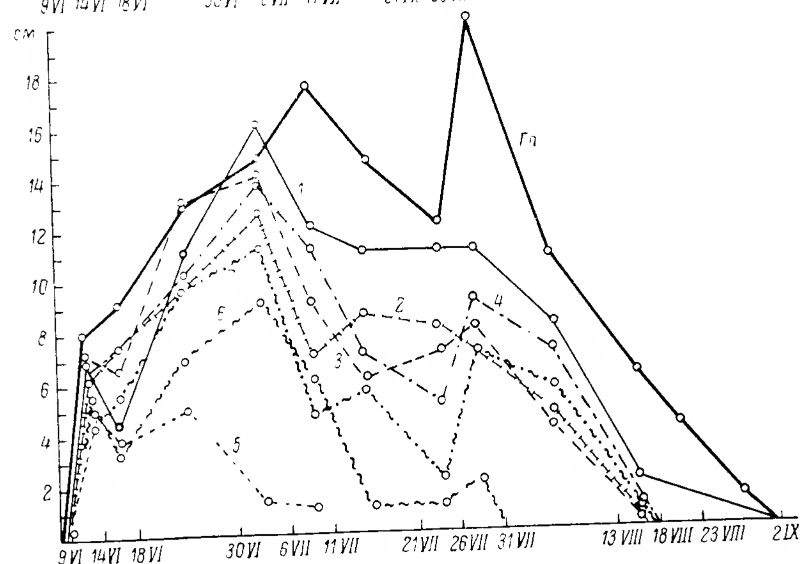


Рис. 4. Текущий среднесуточный линейный прирост побегов ольхи № 4.
Обозначения те же, что на рис. 1.

	9 VI	14 VI	18 VI	30 VI	6 VII	11 VII	21 VII	26 VII	31 VII	13 VIII	18 VIII	23 VIII	2 IX
Вершина	5	6	7	10(6-10)	12(6-10)	12(6-11)	15(6-13)	15(6-13)	15(6-14)	19(6-15)	20(6-15)	20(6-15)	21(6-15)
Подверш. побег	3	3	4	5	7	7	7	8	10	11	11	11	11
1-й побег	4	5	5	9(5-6)	10(5-9)	11(5-10)	13(5-11)	13(5-11)	15(5-11)	17(5-11)	17(5-11)	17(5-11)	17(5-11)
2-й „	4	5	6	9(7)	11(6-10)	11(6-10)	13(6-10)	14(6-11)	15(6-12)	17(6-12)	17(6-12)	17(6-12)	17(6-12)
3-й „	5	6	7	10	10(9-10)	12(9-11)	14(9-11)	14(9-11)	16(9-11)	17(9-11)	18(9-11)	18(9-11)	18(9-11)
4-й „	5	5	6	9	10	12	13	13	15	15	15	15	15
5-й „	5	6	6	9	10	11	13	13	13	14	15	15	15
6-й „	6	6	7	8	10	11	–	–	–	–	–	–	–
7-й „	5	6	7	8	9	9	9	9	9	9	11	11	11

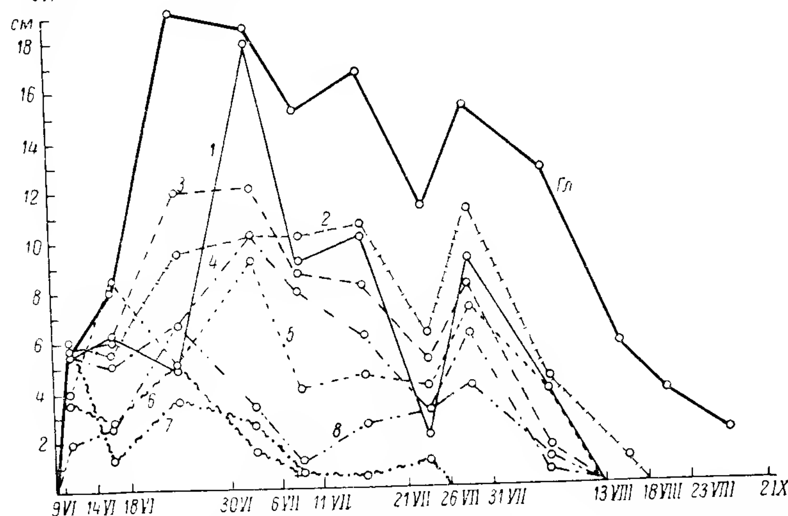


Рис. 5. Текущий среднесуточный линейный прирост побегов ольхи № 5.
Обозначения те же, что на рис. 1.

листопада и раннее прекращение ростовых процессов. С другой стороны, общее падение и прекращение текущего прироста побегов может быть объяснено и чисто физиологическими причинами: возможно, что этот прирост падает и прекращается календарно рано потому, что в конце лета и начале осени бóльшая часть ассимилятов направляется растениями на построение толстостенных клеток древесины и на создание запасных питательных веществ, необходимых нап оследующие зимний и весенний периоды; опадают же постаревшие листья, нижние на побегах, уже выполнившие свои физиологические функции.

	9 VI	14 VI	18 VI	30 VI	6 VII	11 VII	21 VII	26 VII	31 VII	13 VIII	18 VIII	23 VIII	2 IX
Вершина	5	5	7	9(5-10)	11(5-10)	12(5-11)	14(5-13)	15(5-14)	16(5-15)	19(5-15)	20(5-15)	21(5-15)	21(5-15)
1-й побег	4	4	5	8(6-7)	9(6-9)	10(6-9)	12(6-10)	13(6-10)	13(6-10)	16(6-10)	17(6-10)	17(6-10)	17(6-10)
2-й „	5	5	6	10	10(8-9)	11(8-10)	13(8-11)	14(8-11)	15(8-11)	16(8-11)	18(8-11)	18(8-11)	–
3-й „	5	6	7	10(8-9)	11(8-10)	12(8-11)	14(8-12)	14(8-12)	16(8-12)	17(8-12)	19(8-12)	19(8-12)	19(8-12)
4-й „	5	6	7	8	11	11(9)	13(9-10)	13(9-10)	14(9-10)	17(9-10)	17(9-10)	17(9-10)	–
5-й „	5	5	7	10	12(9)	12(9)	13(9)	14(9)	15(9)	17(9)	17(9)	17(9)	–
6-й „	5	6	8	10	12	12	13	13	15	17	17	17	–
7-й „	6	6	8	9	9	9	11	–	–	–	–	–	–
8-й „	6	6	8	9	10	10	12	12	14	14	14	15	–

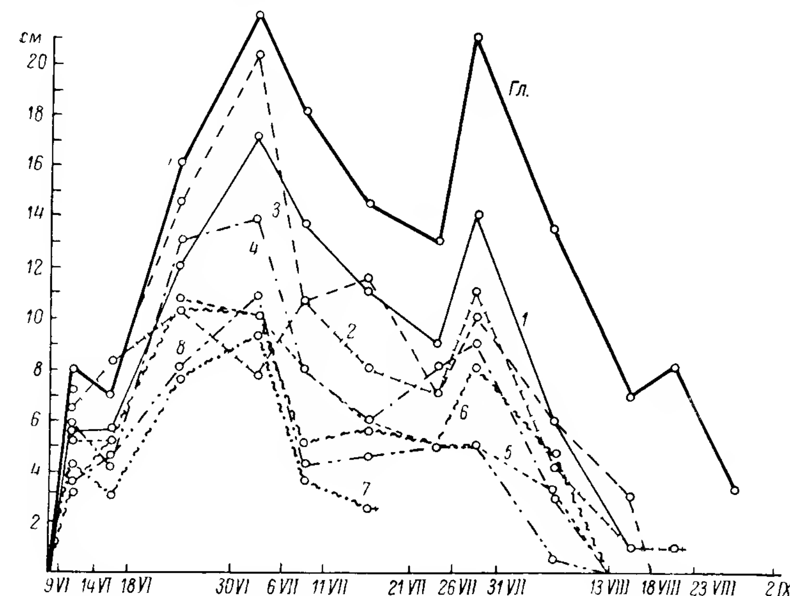


Рис. 6. Текущий среднесуточный линейный прирост побегов ольхи № 6.
Обозначения те же, что на рис 1

Общий ритм прироста побегов ольхи, листообразования и образования силлептических побегов находятся в прямой зависимости от динамики ведущих экологических атмосферных факторов. Однако у отдельных экземпляров в большей степени, а у отдельных побегов в меньшей, эта зависимость имеет индивидуальный характер. Не загружая работу цифровыми данными, это можно показать на следующей схеме (рис. 7). Как видно из схемы, в любые даты наблюдений, кроме 9—14 VI, побеги реагируют довольно различно на изменение ведущих прямодействующих факторов: одни из них растут энергично, другие имеют стабильный прирост, третьи падающий. Следовательно, ответ их на одни и те же внешние раздражители неодинаков.

Своеобразен рост и у побегов, занимающих одно и то же место в кроне деревцов; при чем побеги 1-й, 5-й, 6-й и 7-й являются наиболее активными, а прочие более пассивными, что видно и по кривым среднесуточного прироста (рис. 1—6 и 8).

Таким образом, по динамике текущего среднесуточного прироста каждое дерево и каждый побег довольно индивидуальны: у ольхи № 5 ранее других начался процесс окончания линейного роста побегов; ольха

№ 1 оказалась имеющей период роста на 24—32 дня длиннее, что очень значительно. Третье место принадлежит в этом отношении ольхе № 4.

Листопад начался раньше других у ольхи № 6 (1—13 VIII); в следующую дату он наблюдался уже у всех деревцов; ольха № 6 имела наибольшее количество опавших листьев, а ольха № 3 занимала второе место; 19—23 VIII листопад ослаб, причем больше всего листьев опало также на ольхе № 6. 24 VIII—2 IX ольха № 6 уронила наименьшее количество листьев, а наибольшее — ольха № 5. К концу наблюдений количество опавших листьев на отдельных деревцах ольхи оказалось почти одинаковым; в это время у ольхи № 4 рост был более энергичен, чем у других деревцов.

Таким образом, в начале листопада ольхи и их побеги обнаруживают также индивидуальные черты. К осени эти черты сглаживаются.

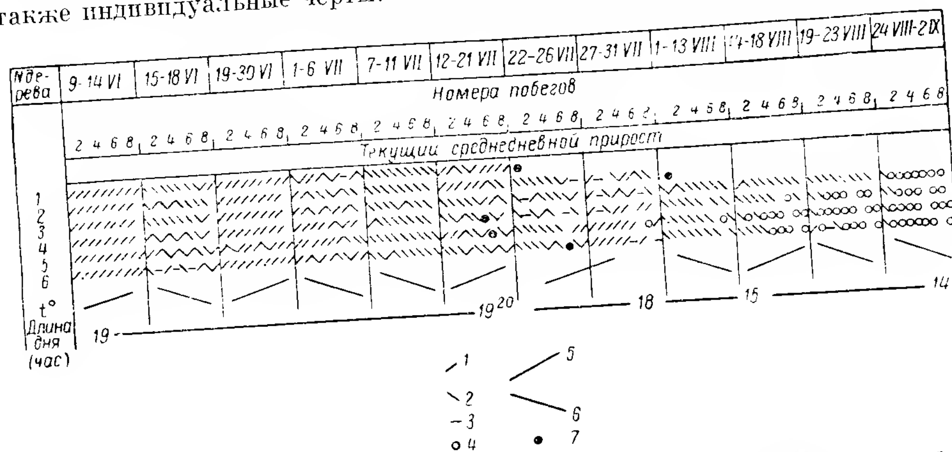


Рис. 7. Динамика текущего среднедневного прироста побегов серой ольхи, наблюдения 1958 г.

1 — текущий среднесуточный прирост возрастает; 2 — прирост падает; 3 — прирост стабилен; 4 — прирост прекращен; 5 — поднятие температуры; 6 — падение температуры; 7 — побег сломан.

Ольха № 7 была взята под наблюдение 2 VII 1958 г., когда на ней уже ясно обозначились четыре силлептических побега. Как видно из рис. 8, за период со 2 VII по 2 IX она имела две вершины текущего среднесуточного линейного прироста как на главном, так и на силлептических побегах. Судя по ходу кривой этого прироста у главного побега, он имел по крайней мере еще одну вершину прироста до того времени, когда ольха была взята под наблюдение, как и большинство ольх исследованных в 1958 г. (ольхи №№ 1—6).

Кульминация прироста у ольхи № 7 падает на 21—26 VII и на 31 VII—13 VIII, когда у всех остальных ольх вершинные побеги имели падение текущего прироста. В этом сказывается индивидуальность ольхи № 7; она, по-видимому, более пассивна в своих реакциях на внешние раздражители, чем прочие ольхи.

Из рис. 8 видно, что между 6 и 11 VII энергия прироста главного побега падает, так же как и у силлептических побегов 1 и 2, возникших до 2 VI, и поднимается у только что возникших силлептических побегов 3 и 4. В эти числа у большинства ольх, кроме ольхи № 1, вершинные побеги имели возрастающий текущий прирост. Следовательно, ольха № 7 быстро реагировала приростом главного и силлептических побегов 1 и 2 на снижение температуры и влажности воздуха 3 VII и на снижение температуры 5 VII, также как и многие боковые побеги у других ольх. В то же время вновь возникшие силлептические побеги 3 и 4 сохранили энергичный прирост как это свойственно природе их первого междоузлия; темп роста молодых тканей у этих побегов, оказался не подавленным неблагоприятным сочетанием факторов внешней среды. Как видно из графика

на рис. 8, вновь образующиеся силлептические побеги (6, 7, 8 и 9), когда бы они не возникли, всегда на первых порах имеют сильно возрастающий текущий среднесуточный прирост. В этом заключается важное отличие силлептических побегов от побегов, возникающих из почек, имевших стадию покоя; из графика видно, что силлептические побеги имеют кульминацию текущего среднесуточного прироста в моменты падения его у главного побега и наоборот падение прироста в моменты подъема его у главного побега. Эту различную ритмичность прироста у главного и силлептических побегов следует отнести, по-видимому, за счет физиоло-

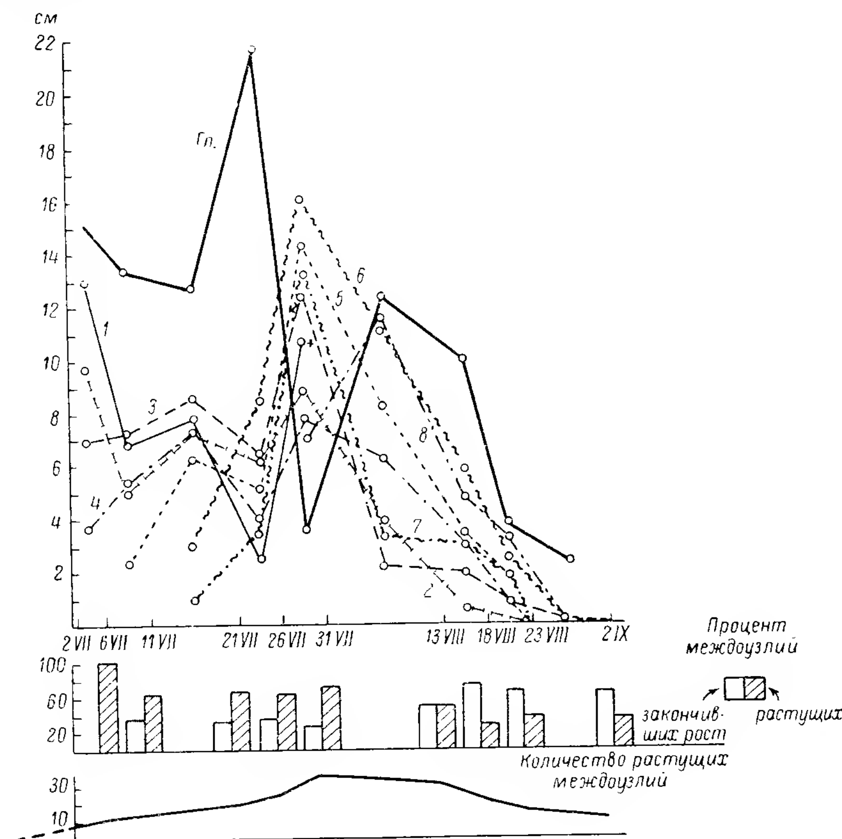


Рис. 8. Текущий среднесуточный линейный прирост вершинного и силлептических побегов у ольхи № 7.

Обозначения те же, что и на рис. 1—6

гической корреляции ростовых процессов. При этом первая кульминация прироста силлептических побегов происходит при относительно низкой температуре, а у главного побега при относительно высокой, а во второй раз — при обратном соотношении с ходом температуры.

На рис. 8 видно также, что главный побег, а затем силлептические побеги 6, 5, 7 дают наибольшие колебания текущего среднесуточного прироста и являются, следовательно, более энергичными; побеги же 2 и 4 держатся в этом отношении особенно пассивно. Ранее было отмечено, что почки, сидящие в пазухах листьев, соответствующих «энергичным» силлептическим побегам, бывают всегда на зимующих побегах более крупными, чем почки, сидящие выше, а особенно ниже их. По-видимому, на образование указанных силлептических побегов или зимующих почек, соответствующих их положению, затрачиваются участки меристемы, обладающие большей деятельностью и реактивной способностью, чем участки меристемы, затрачиваемые на силлептические побеги и почки, находящиеся в пазухах других листьев. Возможно так же и другое пред-

положение: почки или силлептические побеги в пазухах 5-х—7-х листьев оказываются наиболее сильными потому, что рост и развитие их осуществляется в более благоприятное время вегетационного периода.

Если сравнить конечный результат роста главного и силлептических побегов, то возможно видеть следующее (табл. 2).

Таким образом, главный побег, возникший в 20-х числах мая и имевший самый длинный вегетационный период, достиг большей длины и дал большее количество междоузлий, чем любой из силлептических побегов. Силлептические побеги 2, 3 и 4, имевшие вегетационный период на 33 дня короче, последовательно, согласно своему положению снизу вверх по главному побегу, имели уменьшающуюся длину. Можно сказать, что рост их шел одинаково, так как возникновение их фиксировано недостаточно точно. Силлептические побеги 5 и 6, возникшие 8 VII и 16 VII, росли первый — 55, второй — 48 дней; росли они значительно быстрее, чем нижние и верхние силлептические побеги; быстрее они образовывали новые междоузлия и листья. Побег 7, образование которого при недостаточной частоте наблюдений приходится относить также к 16 VII, как и образование побега 6, рос медленнее, чем побег 6, но так же часто, как последний, образовывал новые листья и междоузлия. Побег 8 возник 28—29 VII, рос быстро и образовывал новые междоузлия быстрее всех прочих силлептических побегов и даже быстрее главного побега.

ТАБЛИЦА 2

Конечные результаты роста и развития разветвленного побега ольхи № 7

№ побега	Общая длина (в см)	Количество междоузлий	Продолжительность роста (дней)	Среднесуточный	
				линейный прирост (в см)	прирост количества междоузлий
Главный	1033	22	100	10.3	0.22
2-й	324	10	70	4.8	0.13
3-й	310	10	70	4.4	0.13
4-й	291	10	70	4.1	0.13
5-й	305	9	55	5.4	0.18
6-й	338	9	48	7.0	0.18
7-й	174	9	48	3.6	0.18
8-й	180	9	36	5.0	0.25
Сумма	2955	88	—	—	—
В процентах	100	100			
Силлептические	65	75	—	—	—
Главный	35	25	—	—	—

Примечание. Первый силлептический побег был сломан.

Таким образом, в развитии разветвленного побега ольхи намечается по крайней мере 5 индивидуальных групп побегов: 1) главный побег; 2) силлептические побеги — а) побеги 2, 3 и 4; б) побеги 5 и 6; в) побег 7 и г) побег 8. Каждая из этих групп отличается специфическими свойствами, отмеченными ранее.

Общая длина стеблей разветвленного побега равна 2955 см; на долю главного побега падает 35% ее, на долю силлептических побегов 65%. Общее количество междоузлий в разветвленном побеге 88, причем 25% их приходится на главный побег, а 75% — на силлептические побеги; то же самое касается и числа листьев. Отсюда видно, что роль силлептических побегов в жизни разветвленного побега является главенствующей, что было отмечено и по наблюдениям в 1957 г.

Общее количество одновременно растущих междоузлий на разветвленном побеге ольхи № 7 достигает максимума во второй половине июля—начале августа во время наибольшего подъема температуры воздуха и при большой относительной влажности его, когда длина дня снижается до 18 часов и даже несколько ниже. Самые верхние междоузлия, несущие на вершине конус нарастания, прикрытый с поверхности зеленой гофрированной вдоль жилок пластинкой молодого листа, в свою очередь плотно закрытой двумя налегающими друг на друга прилистниками, всегда зеленые. Разворачивающийся лист, оставаясь гофрированным, быстро приобретает почти антоциановую окраску; позднее он расправляет пластинку, но она остается еще морщинистой, а антоциановая окраска сосредоточивается на части пластинки, более близкой к срединной жилке. Листовая пластинка приобретает нормально зеленую окраску и расправленность лишь тогда, когда междоузлие, находящееся над листом или под ним, уже закончило рост и одревеснело.

Результаты анализа разновозрастных листьев ольхи, взятых одновременно в 8 часов утра, представлены в табл. 3.

ТАБЛИЦА 3

Некоторые физиологические показатели листьев серой ольхи[1]

Образцы листьев	Содержание хлорофилла (в мг)			Содержание воды (в %)	
	на 100 г		на 1 см² поверхности листа	на сырой вес	на сухой вес
	сырого вещества	сухого вещества			
1-й ярус, зеленые	216.6	691.0	0.116	68.5	299.1
2-й ярус, красные	284.4	828.1	0.072	65.7	192.1
3-й ярус, зеленые, с краснотой между жилками	255.7	782.1	0.056	67.3	206.1
4-й ярус, зеленые	312.0	832.1	0.090	64.7	183.8
5-й ярус, зеленые	393.5	760.7	0.119	67.5	208.2

В листьях было обнаружено большое количество дубильных веществ. Данные анализа показывают, что совершенно молодые, только что распустившиеся гофрированные сильно оводненные листья ольхи содержат самое меньшее количество хлорофилла на сырой и сухой вес, но очень большое — на единицу поверхности. Во 2-м ярусе листья краснеют (становятся рыжевато-карминовыми), остаются гофрированными; количество хлорофилла на сырой и сухой вес в них значительно возрастает, но падает на единицу поверхности; содержание воды в них падает. У листьев 3-го яруса, где пластинка расправляется, достигает почти нормальных размеров, но остается еще морщинистой и в промежутках между жилками интенсивно рыжевато-карминовой, количество хлорофилла значительно падает, а лист становится более оводненным. Листья 4-го яруса имеют уже, как правило, расправленную пластинку, теряют рыжевато-карминовую окраску; количество хлорофилла в них значительно возрастает, особенно на единицу поверхности; они оказываются обедненными водой. В листьях 5-го яруса количество хлорофилла сильно возрастает на единицу поверхности листа и на сырой вес, но падает на сухой вес листа, хотя лист и оводняется по сравнению с листом 4-го яруса.

Из приведенных данных видно, что физиологическая роль листьев из разных ярусов несомненно различна. Еще раз следует напомнить, что энергично растут в длину лишь те междоузлия, которые несут красноватые листья; одревесневшие междоузлия с зелеными листьями растут в толщину. Непосредственное изучение энергии фотосинтеза листьев разных ярусов у ольхи, выяснение роли пигментов и, в частности, производных от дубильных веществ, представляет задачу будущего. Из табл. 4 и рис. 8 видно, что силлептические побеги возникают с конца июня и до конца июля. В разгар вегетации (в конце июля—начале августа) у разветвленного побега растет одновременно до 35 междоузлий; в это время на главной оси и на каждой силлептической ветви находится в состоянии роста (3)—4—(6) междоузлий. Процент растущих междоузлий велик

[1] Анализы произведены 20 VI 1958 А. И. Сметанниковой, за что, пользуясь случаем, я приношу ей большую благодарность.

ТАБЛИЦА 4

Развитие разветвленного побега ольхи № 7

Побеги	2 VII		6 VII		11 VII		21 VII		26 VII		31 VII		13 VIII		18 VIII		23 VIII		2 IX	
	растущие междоузлия																			
	номер	количество	номер	количество	номер	количество	номер	количество	номер	количество	номер	количество	номер	количество	номер	количество	номер	количество	номер	количество
Главный	8—10	3	8—11	4	9—12	4	11—14	4	12—15	4	14—17	4	14—19	6	18—20	3	18—20	3	19—22	4
Силлептические:																				
1 (пазуха 5-го листа)	1—2	2	1—3	3	2—3	2	3—5	3	4—6	3	4—7	4	обломан							
2 (пазуха 6-го листа)	1—2	2	1—2	2	1—3	3	3—5	3	4—7	4	6—8	3	8—9	2	9—10	2	9—10	2	10	1
3 (пазуха 7-го листа)	1	1	1—2	2	2—3	2	3—5	3	4—7	4	5—8	4	7—9	3	8—9	2	9—10	2	10	1
4 (пазуха 8-го листа)	1	1	1	1	1—2	2	2—4	3	2—5	4	3—6	4	4—9	6	8—9	2	9—10	2	10	1
5 (пазуха 10-го листа)	—		—	—	1	1	1—2	2	2—3	2	3—6	4	6—8	3	7—8	2	7—8	2	9	1
6 (пазуха 11-го листа)			—		—		1	1	1—2	2	1—5	5	4—8	5	5—8	4	7—8	2	9	1
7 (пазуха 12-го листа)	—	—					1	1	1	1	1—4	4	3—5	3	4—6	3	5—6	2	7	1
8 (пазуха 13-го листа)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1—3	3	3—5	3	3—5	3	6	1	7	1
Сумма	—	9	—	12	—	14	—	20	—	24	—	35	—	31	—	21	—	16	—	11

в начале лета, снижается в разгар вегетации и, естественно, падает осенью.

Следует отметить, что в популяции серой ольхи па Карельском перешейке встречаются, как правило, ольхи гермафродитные; реже встречаются экземпляры только женские или только мужские (рис. 9). Мне приходилось встречать то же самое и у других сережкоцветных (у грецкого ореха в Киргизии, у черешчатого дуба во многих местах его ареала). Можно предполагать, что эволюция сережкоцветных идет по линии все большего и большего разделения полов.



Рис. 9. Ветви с женского (*слева направо*), мужского и гермафродитного экземпляров серой ольхи.

Выводы

1. Популяция серой ольхи на Карельском перешейке неоднородна. В ней в одинаковых экологических условиях встречаются экземпляры молодой ольхи, обладающие а) различной скоростью роста, б) различным ритмом роста, выражающемся в разновременном и различном чередовании длинных и коротких междоузлий, в) различной длиной вегетационного периода г) различной сексуализацией — имеются экземпляры гермафродитные, мужские и женские.

2. Рост побегов ольхи происходит, как правило, по многовершинной кривой. Причем очевидно, чем чаще измерять прирост побегов, тем большее количество вершин кривой прироста будет обнаружено (сравните наблюдения Богданова, 1949, и наши). Представление о росте побега по одновершинной кривой Сакса несомненно устарело. Пульсация прироста побега зависит, очевидно, от физиологических процессов, совершающихся в растении.

3. Побеги различного положения на одном растении имеют в ходе прироста те же индивидуальные черты, которые свойственны отдельным особям.

4. В разгар вегетационного периода на каждом побеге растут в длину одновременно (3) 4 (6) междоузлий. Эти растущие междоузлия несут листья, имеющие рыжевато-карминовую окраску.

5. Быстрый рост ольхи в ювенильном возрасте зависит от способности ее образовывать разветвленный годичный побег. Последний представляет собою главную ось вместе с силлептическими побегами, развивающимися из пазушных меристем параллельно с ростом соответствующих им листьев. Растут они по многовершинным кривым.

6. Совокупность силлептических побегов на каждом растении значительно превосходит главные побеги по суммарной поверхности листьев, по длине и объему стеблей.

7. При смыкании зарослей серая ольха быстро очищается от нижних ветвей, в том числе и от силлептических побегов. То же самое происходит у березы и лиственницы. Поэтому раннее образование силлептических побегов следует рассматривать как специальное приспособление, ведущее к увеличению листовой поверхности на растениях, дающее возможность им расти быстро и скоро затенять почву для уничтожения конкурентов.

8. Мне представляется, что нет надобности относить способность древесных растений образовывать силлептические побеги к древней истории вида, когда вид или его предки были связаны с более теплым климатом, как это делает Шпет (Spath, 1912) и к чему склоняется С. Д. Эрперт (1960), и видеть в силлепсисе проявление реликтовости вида (Scharfetter, 1953). Можно с одинаковым правом или даже более уверенно утверждать, что силлепсис представляет собою молодое явление, дающее возможность древесным породам полнее использовать короткий вегетационный период умеренного климата в юном возрасте.

ЛИТЕРАТУРА

Богданов П. Л. (1949). Закономерности роста побегов тополей в течение вегетационного периода. Тр. Лесотехн. акад. им. С. М. Кирова, 67. — Эрперт С. Д. (1960). Особенности роста годичных побегов вяза мелколистного (*Ulmus pinnato-ramosa* Dieck.). Сообщ. Лаборат. лесоведения АН СССР, 2. — Scharfetter R. (1953). Biographie von Pflanzensippen. — Späth H. L. (1912). Der Johanstrieb.

Ботанический институт
им В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

GROWTH AND DEVELOPMENT OF THE BRANCHING ANNUAL SHOOT IN THE SPECKLED ALDER *(ALNUS INCANA)* (ACCORDING TO THE OBSERVATIONS MADE DURING 1958)

By S. J. Sokolov

SUMMARY

On the basis of studying the growth rate of the shoots of speckled alder (*A. incana*) by means of internode measurements it was established that among the population of this species inhabiting the Karelian Isthmus there occur some specimens variable with respect to the rate and rhythm of growth and to the duration of the vegetative period.

The growth curve of the shoots is, as a rule, multiapical. The four internodes of one shoot grow simultaneously.

The sum total of the sylleptic shoots of a single tree considerably exceeds the main shoot both in the total leaf surface and in the total length and volume of stems. It may be assumed that the syllepsis is a recently acquired character enabling the trees to utilize more efficiently the short vegetative period of the Temperate Zone and thus giving them an important advantage in the struggle for existence.

УДК 581.132:633.72

Т. Я. Деметрадзе

О СОСТОЯНИИ ЗЕЛЕНЫХ ПЛАСТИД В ЛИСТЬЯХ ЧАЯ *THEA SINENSIS* L.

С 7 рисунками

(Получено 18 X 1962)

По своей природе чайное растение является чрезвычайно податливым, пластичным и своеобразным растением. Своеобразие культуры этого растения заключается в том, что постоянное собирание нежных листьев и различные виды подрезок, проводимые в осенне-зимний период, влияют в той или иной степени на жизнедеятельность самого растения, на его рост и развитие.

В отличие от большинства многолетних культур урожай с чайных плантаций за вегетационный период собирается не один раз в год, а 15—20 раз и больше; сбор листа с чайных плантаций является не простым приемом снятия урожая, а сложным агротехническим приемом, аналогичным подрезке, который влияет как на качество и количество урожая, так и на общее состояние и долговечность чайного куста. Таким образом, чайный куст испытывает постоянное нарушение корреляции между надземными и подземными органами. Усиленная эксплуатация чайных кустов временами приводит к снижению урожайности.

Урожайность плантаций чая в Западной Грузии доведена до высокого уровня. Этого добились применением обильного минерального корневого питания и другими агротехническими приемами, проводимыми на чайных плантациях.

Для того чтобы восстановить нормальную жизнедеятельность чайного куста на сильно эксплуатируемых плантациях и повысить урожай чайного растения, необходимо урегулировать эксплуатацию растений. Одним из основных вопросов в разрешении этой проблемы является изучение физиологии чайного куста, т. е. изучение фотосинтеза, водного режима, накопления сухого вещества, пигментов и состояния зеленых пластид в листьях. Результаты этих исследований могут сыграть положительную роль в определении путей повышения урожайности.

Корневое питание чайного растения в настоящее время по сравнению с другими сторонами его жизни изучено достаточно хорошо. Поэтому лаборатория физиологии растений Всесоюзного научно-исследовательского института чая и субтропических культур (ВНИИЧиСК) задалась целью возможно полнее осветить сущность другой важнейшей стороны процесса питания растения — воздушного питания, т. е. ассимиляции CO_2 листовым аппаратом. Изучение корневого и воздушного питания как единого интегрального процесса синтеза органического вещества, от которого в конечном итоге зависит урожайность растения, является насущным вопросом современности.

Основные особенности физиологии чайного растения освещены в ряде работ (Гочолашвили и Залдастанишвили, 1960, 1963; Гочолашвили, 1961; Залдастанишвили, 1961). Изучение фотосинтеза в листьях привело к признанию необходимости изучения состояния и развития зеленых пластид листа. Среди многочисленных вопросов, касающихся жизнедеятельности

и структуры зеленых пластид чайного растения, проводимых в лаборатории физиологии ВНИИЧиСК, было осуществлено исследование онтогенеза пластидного аппарата.

По поводу онтогенеза зеленых пластид у некоторых растений были высказаны различные соображения. По наблюдениям ряда исследователей, развитие пластид в палисадной и губчатой паренхиме листьев различных растений идет неодновременно. Так, Е. Р. Гюббенет (1951) для листьев *Theobroma cacao* и В. К. Василевская (1950) для молодых листьев картофеля отмечают появление хлоропластов в первую очередь в губчатой паренхиме, в которой раньше заканчивается деление клеток и их рост, а затем в палисадной паренхиме, в которой пластиды находились в стадии дифференциации.

Исследование А. А. Табенцкого (1947) показало, что структура хлорофиллового зерна изменяется закономерно в процессе его онтогенеза. Так, в молодых листьях хлоропласты имеют однородную (гомогенную, тонкодисперсную или мелкозернистую) структуру, а в зрелых — крупногранулярную. В клетках стареющих листьев бесцветная строма хлоропласта оводняется, а затем растворяется и освобожденные гранулы располагаются в протоплазме свободно, после чего наступает полное разрушение хлоропластов, сопровождающееся пожелтением листа. Установленная закономерность изменения хлоропластов в листьях на протяжении вегетационного периода привела автора к заключению, что структура хлоропласта не может быть постоянной. Иное мнение противоречило бы представлению о хлоропласте как живом теле в живой протоплазме клеток.

В результате более поздних работ А. А. Табенцкого и Г. С. Чугаевой (1957) было установлено, что в любой клетке листа, закончившего свой рост, но еще вполне работоспособного, хлоропласты различаются не только по своим размерам, но и по структуре. Это свидетельствует об их разновозрастности и разнокачественности в отношении физиологической активности, а также неодновременном возникновении в клетке.

Гомогенная структура хлоропластов в молодых листьях просовидных злаков (у *Panicum miliaceum*) с возрастом переходит в крупногранулярную структуру (Канделаки, 1946). В. Г. Александров и К. Е. Макаревская (1926) установили, что в первую половину лета хлоропласты кахетинских сортов винограда имеют гомогенную структуру, во вторую половину становятся ячеистыми, а к осени некоторая часть из них разрушается. Во второй половине лета клетки гипертрофически разрастаются, а хлоропласты становятся неразличимыми. Стромы их сливаются и приобретают вид желтоватой вязкой массы, в которую погружены крахмальные зерна.

В. Г. Александровым и М. И. Савченко (1950) установлено, что хлоропласты являются легко изменяющимся аппаратом, который под влиянием различных условий среды и в связи с процессом развития растений перестраивается для осуществления той или иной физиологической функции и поэтому структурно изменяется.

М. И. Савченко (1960, 1961) на основании проведенных исследований пришла к заключению, что хлоропласты в процессе индивидуального развития, тесно связанного с развитием листа, проходят 4 различные фазы, характеризующиеся как различными структурными особенностями, так и разной степенью физиологической активности.

Зеленые пластиды чайного листа до настоящего времени изучены недостаточно. Поэтому мы считаем своевременным проведение исследования по изучению онтогенеза хлоропластов как начальной стадии для решения вопроса о состоянии зеленых пластид чайного растения.

Материал и методика

В качестве объекта для изучения хлоропластов был взят куст культивируемого в западной Грузии китайского сорта *Thea sinensis* L. 33-летнего возраста.

Исследования проводились с августа 1961 по июнь 1962 г. во ВНИИЧиСК Анасеули ГрузССР. Сбор материала производился с 9 до 10 часов утра. Листья различного возраста брались со средней части флеша, второй лист на пеньке I порядка приблизительно в 3—4-месячном возрасте и прошлогодний лист в 10-, 12-месячном возрасте.

Срезы толщиною в 20—40 μ приготовлялись от руки с помощью лезвия безопасной бритвы и рассматривались в 5%-м растворе сахара на водопроводной воде.

Изучение срезов проводилось под микроскопом с имерсией. Для определения pH клеточного сока применялся 0.002-, 0.005%-й раствор индикатора нейтрального красного на дистиллированной воде. Для определения эфирных масел и жироподобных веществ применялся судан III (по Молишу). Йод в йодистом калии был использован для выявления крахмала, хлорное железо ($FeCl_3$) для определения дубильных веществ.

Рисунки выполнялись с помощью рисовального аппарата системы Аббе.

Результаты исследования

Прежде чем перейти к изложению фактического материала, полученного нами, считаем необходимым остановиться кратко на особенностях строения листа чая.

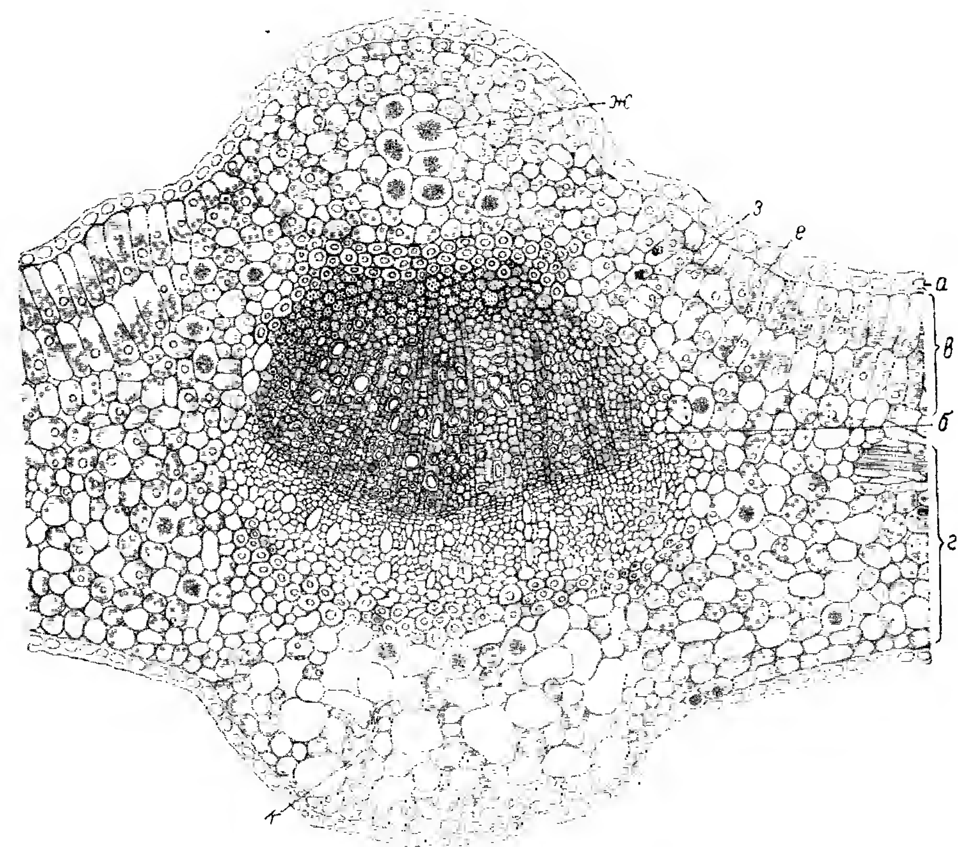


Рис. 1. Поперечный срез листа чая в районе главной жилки.

к — каменистые клетки; а — эпидермис верхней стороны листа; з — зеленые пластиды; г — губчатая паренхима; в — палисадная паренхима; б — сосудисто-волокнистые пучки; е — капли эфирного масла; ж — друзы оксалата кальция

Лист китайского чая небольшого размера, по середине листа проходит главная жилка с последующими ответвлениями (рис. 1). В жилке листа хорошо выражены флоэма и ксилема, а также сердцевинные лучи. Клетки сердцевинных лучей содержат крахмал, в большом количестве он накапливается в клетках, прилегающих к ксилеме пучка.

Проводящий пучок с обеих сторон окружен толстостенными склеренхимными клетками. В мезофилле, главным образом в губчатой паренхиме, встречаются мелкие сосудисто-волокнистые пучки и изредка крупные каменистые клетки. Кроме того, проводящие пучки окружены до-

вольно крупными клетками обкладки, в которых часто наблюдается накопление капель эфирных масел и частично крахмала.

Мезофилл листа состоит из 2—3 слоев клеток палисадной ткани и 6—10 рядов клеток губчатой паренхимы, особенности развития которых всецело зависят от климатических условий. Клетки губчатой паренхимы в районе главной жилки сравнительно мелкие. Устьица крупные и встречаются только в эпидермисе морфологически нижней стороны листа. Кутикула образует довольно толстый слой над эпидермисом морфологически верхней стороны листа. В клетках губчатой паренхимы

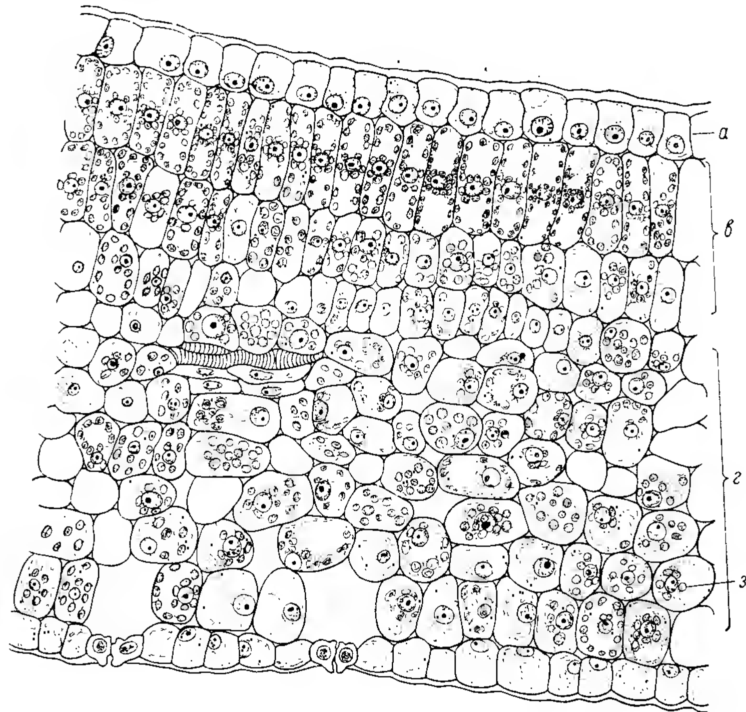


Рис. 2. Поперечный срез молодого листа чая (флеша) в 7—10-дневном возрасте.

а — эпидермис; *в* — палисадная паренхима; *г* — губчатая паренхима; *з* — зеленые пластиды.

встречаются друзы оксалата кальция. Образование друз оксалата кальция происходит на очень ранней стадии развития листа и количество их увеличивается с возрастом последнего.

В морфологически зрелом листе наблюдается накопление не только дубильных веществ, но и капель эфирного масла, а также зерен крахмала. Дубильные вещества в максимальном количестве образуются в самом молодом листе флеша и уменьшаются с возрастом листа. Капли эфирного масла в листьях начинают накапливаться лишь в 3—4-недельном возрасте и увеличиваются с возрастом листа. В листьях флеша капель эфирных масел не наблюдается. Крахмал образуется в самом молодом листе флеша, количество его достигает максимума в морфологически зрелом листе и постепенно уменьшается с возрастом. В годовалых листьях крахмала уже почти нет.

Проведенные исследования показали, что в клетках молодого листа (флеша) (рис. 2) хлоропласты различны по величине, что свидетельствует об их разновозрастности. Клеточное ядро расположено в центре клетки и окружено хлоропластами. Тяжи плазмы располагаются постенно, вовлекая с собой и хлоропласты. Зеленые пластиды имеют мелкие гранулы, трудно различимые. В клетках палисадной паренхимы и в клетках эпидермиса образуются большие вакуоли с клеточным соком, в нем происходит накопление довольно большого количества дубильных веществ. При действии индикатора нейтрального красного клеточный сок палисадных клеток флеша окрашивается в красный цвет с фиолетовым оттенком, что является свидетельством кислой реакции клеточной среды.

Благодаря своей активности клетки молодого листа в обилии накапливают дубильные вещества (рис. 3). Накопление их происходит главным образом в клетках палисадной паренхимы, а также в нескольких слоях

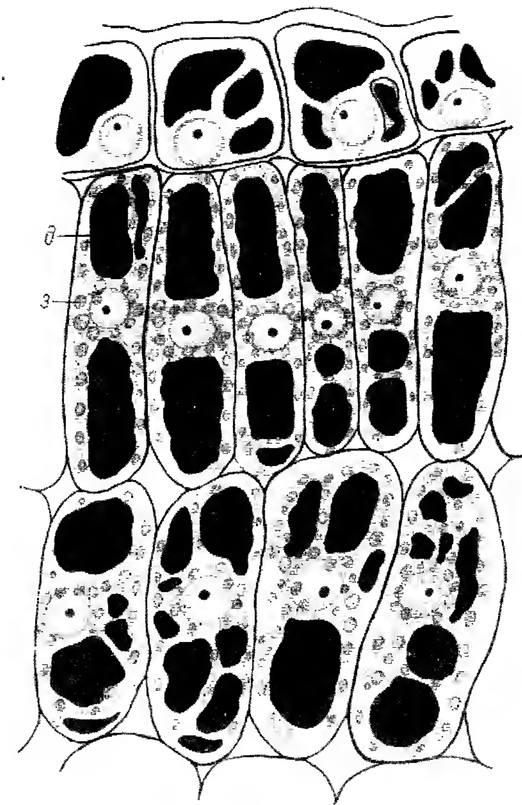


Рис. 3. Поперечный срез участка молодого листа чая (флеша).

д — дубильное вещество в клетке; *з* — зеленые пластиды.

губчатой паренхимы и даже в клетках эпидермиса верхней стороны листа. В клетках средней части листа, где располагаются жилки разных порядков, накопления дубильных веществ не наблюдается.

Капли эфирного масла на этой стадии листа не образуются. Значительное накопление крахмала в листьях флеша отмечается лишь в апреле, мае и июне. С июля количество крахмала уменьшается, а в августе и в последующее время года крахмал в клетках листа отсутствует.

Листья флеша являются самой жизнедеятельной частью чайного куста, в клетках листа происходит обильное накопление дубильных веществ. Крахмал и капли эфирного масла, по-видимому, не успевают откладываться в виде запаса в силу того, что первичные продукты фотосинтеза активно вовлекаются в общий обмен веществ в процессе роста листа и роста всего куста в целом.

Во взрослом 3—4-месячном листе побега I порядка образуются более крупные зеленые пластиды округлой формы. В клетках палисадной паренхимы хлоропласты имеют преимущественно уплотненную структуру и

темно-зеленую окраску. Только в некоторых клетках можно наблюдать образование хлоропластов с более рыхлой структурой, с выраженной гранулярностью светло-зеленой окраски (рис. 4). Среди клеток губчатой паренхимы можно отметить как клетки с уплотненными хлоропластами, так и клетки с рыхлыми хлоропластами с выраженной гранулярностью; последних больше, чем клеток с уплотненными хлоропластами. Почти в каждой клетке образуются капли эфирного масла в листьях 3—4-не-

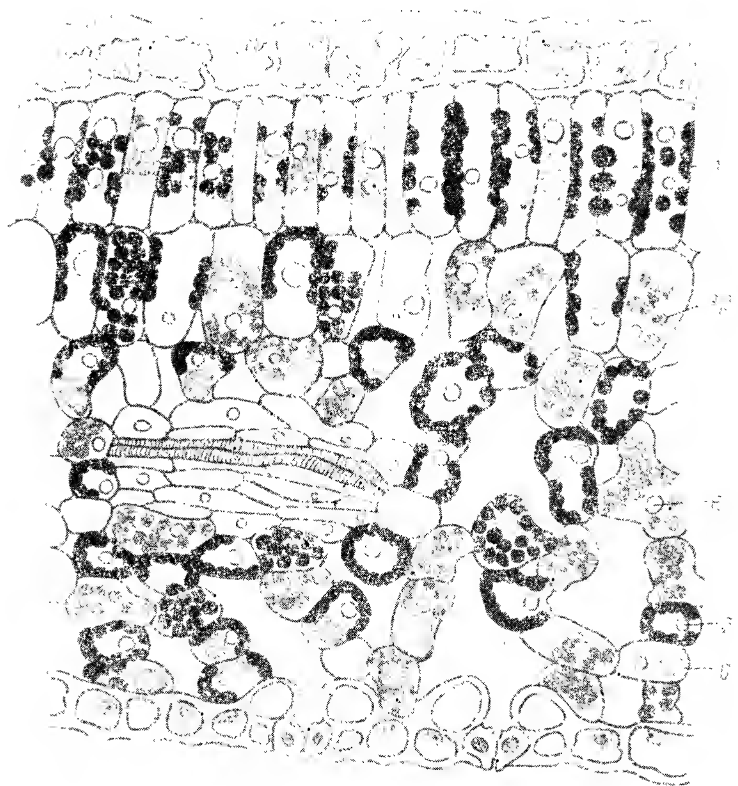


Рис. 4. Поперечный срез листа чая 3—4-месячного возраста (лист I порядка).

д — дубильные вещества; *зп* — зеленые пластиды уплотненные; *зр* — зеленые пластиды рыхлые; *е* — капли эфирного масла.

дельного возраста. Особенно крупные капли обнаруживаются в клетках палисадной паренхимы. Очень много капель эфирного масла наблюдается в клетках обкладки сосудисто-волокнистых пучков листа.

В противоположность листьям флеша во взрослом листе количество дубильных веществ уменьшается. В палисадной паренхиме вакуоли, содержащие дубильные вещества, располагаются по полюсам клеток, а в губчатой паренхиме — в центре клетки. В августе, в утренние часы в зеленых пластидах как в клетках палисадной, так и в клетках губчатой паренхимы крахмал отсутствует. Накопление его происходит только к вечеру и то в незначительном количестве. Слабое накопление крахмала в августе и последующие месяцы объясняется, с одной стороны, усиленным ростом побегов, а с другой стороны, началом образования репродуктивных органов.

В результате действия индикатора (нейтральный красный) клеточный сок окрашивается в интенсивно красный цвет с фиолетовым оттенком, что является свидетельством повышенной активности клеток. Взрослые листья, по нашему мнению, являются основными создателями питательных веществ для обеспечения роста побегов следующих порядков и вообще для обеспечения жизнедеятельности куста.

В старых листьях, оставшихся на кусте с прошлого года, зеленые пластиды с уплотненной структурой встречаются очень редко (рис. 5).

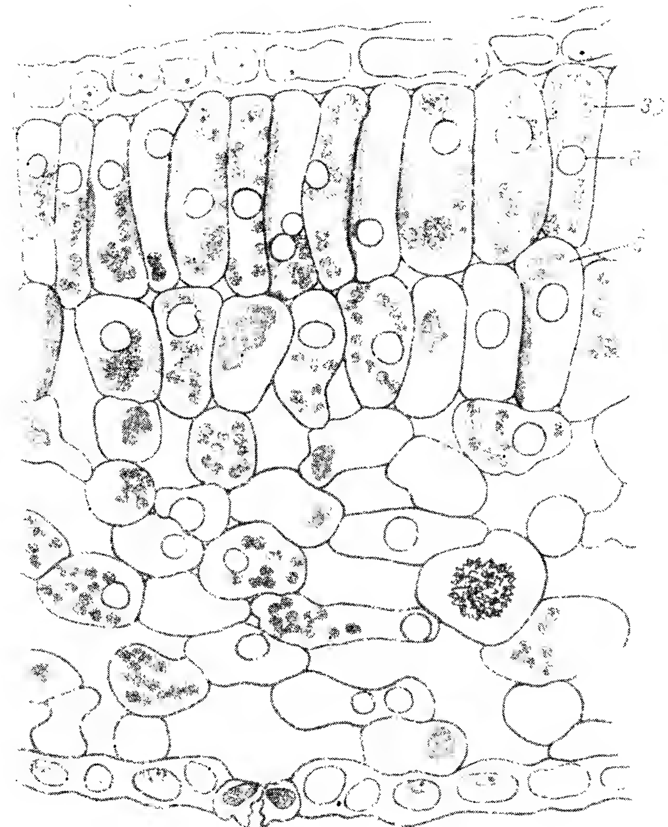


Рис. 5. Поперечный срез старого листа чая (возраст 10—12 месяцев).

зр — зеленые пластиды рыхлой структуры; *е* — капли эфирного масла; *д* — дубильные вещества.

Все клетки как палисадной, так и губчатой паренхимы содержат зеленые пластиды с рыхлой структурой. Гранулы на хлоропластах становятся все более крупными и легко различимыми. Все хлоропласты имеют светло-зеленую с желтоватым оттенком окраску. Под действием судана III гранулы окрашиваются в соломенно-красный цвет, что говорит о том, что гранулы в старых хлоропластах содержат жироподобные вещества. Впоследствии зеленые пластиды в клетках старого листа начинают уменьшаться в размерах, постепенно деформируются и в конце концов теряют зеленую окраску. Через некоторое время строма хлоропластов совершенно разрушается, а гранулы свободно располагаются по полости клетки. В таком состоянии гранулы интенсивно окрашиваются суданом III в соломенно-красный цвет (рис. 6).

В клетках палисадной паренхимы накапливается особенно много капель эфирного масла; как правило, старение листа сопровождается интенсивным накоплением эфирных масел. Особенно много капель эфирного масла, но значительно меньших размеров, накапливается в клетках обкладки проводящих пучков. Накопления дубильных веществ почти не происходит. Оставшаяся часть дубильных веществ располагается узкой полосой по стенкам клеток. Крахмал, как правило, отсутствует (рис. 7). От действия индикатора (нейтральный красный) клеточный сок не окрашивается в красный цвет, что является свидетельством о нейтральной среде, переходящей в щелочную.

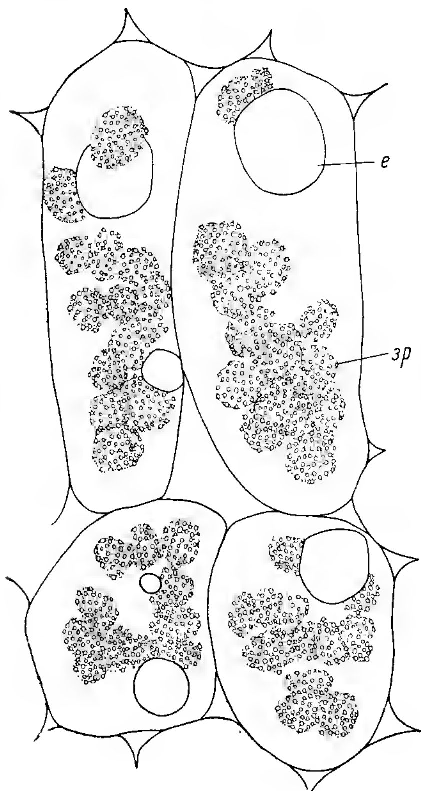


Рис. 6. Четыре клетки из палисадной паренхимы старого листа чая.

зр — зеленые пластиды рыхлые на грани отмирания; гранулы интенсивно окрашиваются в соломенно-красный цвет от судана III; *е* — капли эфирного масла.

Нейтральная среда клеток, исчезновение хлорофилла в хлоропластах, отсутствие крахмала, образование крупных капель эфирного масла, уменьшение количества дубильных веществ в клетках мезофилла листа свидетельствуют о процессах, направленных к нарушению нормального обмена веществ и снижению жизнедеятельности клеток прошлогоднего листа.

В настоящей работе приводятся данные по изучению состояния зеленых пластид в листе чайного растения. Эти данные были получены в процессе исследования, которое сопровождалось микрохимическим анализом на дубильные вещества, крахмал и эфирные масла. Определялась также реакция клеточного сока.

На основании проведенных исследований зеленых пластид выяснилось, что зеленые пластиды чайного растения, так же как и многочисленных других растений, исследуемых различными авторами, проходят несколько стадий развития в течение жизни листа, в данном случае в течение одного года.

Большое значение в образовании дубильных веществ, эфирных масел и крахмала имеет возраст листа. С возрастом меняется также и реакция клеточного сока.

Из проведенных исследований можно сделать следующие выводы.

1. Хлоропласты в клетках чая крупные и в большинстве случаев располагаются в клетке плотно.

2. Как и все живые части организма, хлоропласты возникают, развиваются и отмирают. В молодых листьях флеша 7—10-дневного возраста они встречаются еще в неоформленном виде. Вполне сформировавшиеся, они находятся во взрослых листьях I, II и III порядка текущего года (приблизительно 3—4-месячного возраста). В прошлогодних листьях 10—12-месячного возраста хлоропласты находятся в процессе старения, происходит разрушение стромы и распад хлоропластов, гранулы высвобождаются и располагаются по всей полости клетки.

3. Во всех клетках молодого листа (флеша) в вакуолях клетки образуются в большом количестве дубильные вещества: они заполняют значительную часть клетки и накапливаются даже в клетках верхнего эпидермиса. С возрастом способность клетки к образованию дубильных веществ уменьшается и дубильные вещества сосредоточиваются по полюсам клетки, главным образом на верхних полюсах в палисадной ткани, а в центре клетки — в губчатой паренхиме. В прошлогодних листьях наблюдаются только следы дубильных веществ; они локализуются узкой полосой по боковым стенкам клеток.

4. В листьях всех возрастов, кроме самых молодых (флеш), накапливаются в большом количестве эфирные масла. Особенно крупные капли масла встречаются в клетках старых листьев, гранулы зеленых пластид последних окрашиваются от судана III в соломенно-красный цвет, что указывает на присутствие в них жироподобных веществ.

5. В определенные месяцы крахмал образуется в листьях флеша: максимума крахмалообразование достигает в листьях I порядка в 3—4-месячном возрасте и полностью прекращается в старых листьях.

6. Кислая реакция клеточного сока с возрастом изменяется и в клетках старого листа становится нейтральной с последующим переходом в щелочную.

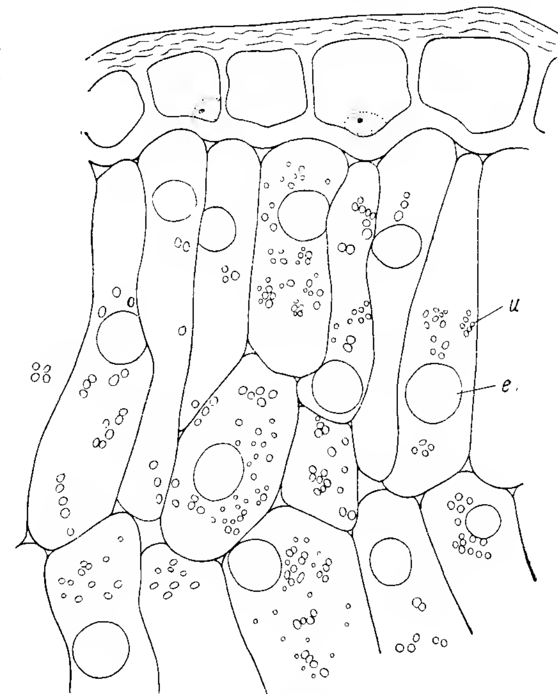


Рис. 7. Участок поперечного среза старого листа чая.

и — отдельные гранулы разрушившихся зеленых пластид; *е* — капли эфирного масла.

Выражаю благодарность М. И. Савченко за ценные советы и помощь в проведении настоящего исследования.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. и Е. А. Макаревская. (1926). О периодических изменениях в состоянии пластических веществ в корнях, стеблях и листьях основных кахетинских сортов винограда. Зап. научно-прикл. отделов Тифлисск. бот. сада, 5. — Александров В. Г. и М. И. Савченко. (1950а). К биологии зеленых пластид в растениях. ДАН СССР, 70, 6. — Василевская В. К. (1950). Изучение онтогенеза, как один из методов экологической анатомии. Пробл. бот., I. — Гочолашвили М. М. (1961). Исследования по физиологии чайного растения. Бюлл. ВНИИЧиСК, 1—2. — Гочолашвили М. М. и Ш. Г. Залдастанишвили. (1960). Влияние удобрений на рост и фотосинтез чайного растения. Бюлл. ВНИИЧиСК, 1. — Гочолашвили М. М. и Ш. Г. Залдастанишвили. (1963). Биологические основы культуры чайного куста в Грузии. Гюббенет Е. Р. (1949). Новое о хлорофилле. — Гюббенет Е. Р. (1951). Растение и хлорофилл. — Залдастанишвили Ш. Г. (1961). Теоретическое обоснование культуры чайного растения во влажных субтропиках СССР. Автореф. диссерт., Тбилиси. — Канделаки Г. В. (1946). Хлоропласты и их изменения в процессе онтогенеза у просовидных злаков (*Paniceae*). Тез. диссерт. Бот. инст. АН ГрузССР. Тбилиси. Савченко М. И. (1960). Структурные особенности хлоропластов семенных растений. Бот. журн., 7. — Савченко М. И. (1961). О морфогенезе хлоропластов высших растений. В сб.: Морфогенез растений, II. — Табенцкий А. А. (1947). Структура хлорофиллового зерна как показатель жизнедеятельности листа. Изв. АН СССР, сер. биолог., 5. — Табенцкий А. А. и Г. С. Чугаева. (1957). О некоторых закономерностях в развитии хлорофиллоносных органов. Вопросы физиологии, биохимии и анатомии сахарной свеклы. Тр. Н.-и. инст. сахарной свеклы, XXXV. Отчет лаборатории физиологии растений ВНИИЧиСК за 1961 г.

Всесоюзный научно-исследовательский
институт чая и субтропических культур,
Махарадзе-Анасеули Грузинской ССР.

В ПОМОЩЬ НАРОДНОМУ ХОЗЯЙСТВУ СССР

УДК 633.21.3

И. В. Ларин

ПРИРОДНЫЕ СЕНОКОСЫ И ПАСТБИЩА И ПУТИ ИХ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ[1]

С 1 рисунком

(Получено 2 III 1964)

Громадное большинство ботаников Советского Союза изучали в прошлом и изучают сейчас главным образом растения и растительные группировки природных сенокосов и пастбищ. Это является следствием широкого распространения их по территории СССР, а также большого удельного веса их растительности в кормлении скота. Так, на природных кормовых угодьях ежегодно накашивается от 30 до 35 млн ц сена, от 10 до 20% всей силосной массы, а в пастбищный период скот собирает на них не менее 80% необходимого ему корма. В пастбищный период производится нагул скота, поэтому заготовка мяса проводится преимущественно осенью и в начале зимы. Наибольшее количество молока (до 60%) надаивается также в пастбищный период.

С природных сенокосов и пастбищ, в основном с пастбищ, собирается обычно наиболее дешевый корм, поэтому и себестоимость мяса, молока, шерсти получается более низкая по сравнению с кормлением скота сеяными кормовыми растениями.

Ф л о р а и р а с т и т е л ь н о с т ь с е н о к о с о в и п а с т б и щ. Всего в СССР произрастает 17 525 видов папоротникообразных, голосеменных и покрытосеменных (однодольных и двудольных) растений. Они принадлежат к 160 семействам. Состав флоры природных сенокосов и пастбищ еще точно не определен. По приблизительным, сугубо ориентировочным подсчетам И. В. Ларина и Л. П. Титовой на них произрастает 10 000—11 000 видов или около 60% всех растений флоры СССР. Не менее 80% видов флоры сенокосов и пастбищ относится к 12 следующим семействам: сложноцветные — 1800—2200 видов, бобовые — 800—1000, злаковые — 600—700, осоковые, губоцветные, крестоцветные по 450—550, зонтичные, лютиковые, гвоздичные, розоцветные, норичниковые по 350—400, маревые — 250—300 видов. Растения, входящие в состав остальных 140 семейств флоры СССР, на природных сенокосах и пастбищах произрастают в небольшом числе видов или совсем не произрастают.

По предварительным подсчетам, на природных сенокосах и пастбищах можно выделить 1404 доминанта и субдоминанта. По жизненным формам распределяются они так: деревьев — 2, кустарников и кустарничков — 185, полукустарников и полукустарничков — 185, многолетних трав — 893 и однолетних трав — 117. Наибольшее число доминантов содержат семейства: злаковые — 273, сложноцветные — 207, бобовые — 127, осоковые — 149, маревые — 93, розоцветные — 95, зонтичные — 69.

[1] Приводится в сильно сокращенном изложении доклад, зачитанный на III съезде Всесоюзного ботанического общества.

Некоторые формации занимают на территории СССР миллионы га и в каждом отдельном пункте своего ареала занимают часто площади по нескольку тысяч га. Доминантами этих формаций являются некоторые полыни — *Artemisia arenaria*, *A. badhysi*, *A. lercheana*, *A. pauciflora*, *A. terrae-albae*, *A. turanica*; маревые — *Anabasis salsa*, *Salsola arbuscula*, *S. rigida*; осоки — *Carex pachystylis*, *C. physodes*; злаки — *Festuca sulcata*, *Poa bulbosa* и др.

О т н о с и т е л ь н о е к о р м о в о е з н а ч е н и е с е м е й с т в и о т д е л ь н ы х г р у п п р а с т е н и й. Изучение состава природных сенокосов и пастбищ показывает, что злаковые и сложноцветные в формировании растительного покрова СССР занимают ведущее положение: на долю злаков приходится не менее 25% и на долю сложноцветных не менее 10% всей массы растительного покрова. Далее за ними следуют семейства бобовых, осоковых, маревых, розоцветных, крестоцветных, зонтичных, губоцветных, лютиковых, гречишных. Доля представителей каждого из этих семейств колеблется в пределах 2—5%. Виды всех остальных семейств вместе взятые составляют не более 15—20% всей массы растительного покрова.

Несколько иные соотношения в растительном покрове будут при учете только поедаемой массы растений. Так, предварительная обработка материалов показывает, что относительную роль кормовых групп по природным зонам СССР можно представить в таком виде (см. рисунок). В тундре основную кормовую массу составляют лишайники (50% от всей кормовой массы), молодые веточки и листья ив (25%) и берез (8%) и осоковые (10%). В лесотундре уменьшается роль лишайников (30%), ив (20%), но увеличивается значение осоковых (20%), берез (10%) и прочих растений (18%). В лесной зоне доминируют злаки (40%), прочие растения (35%), значительна роль осоковых (12%) и бобовых (8%). В лесостепной и степной зонах еще более увеличивается значение злаков (50 и 55%), велика роль и прочих растений (37 и 30%). Начиная со степи, и усиливаясь в полупустыне и пустыне, приобретают значение новые группы растений: полыней в степи 6%, в полупустыне 45, в пустыне 35, соответственно маревых 1, 13 и 40% и эфемерных видов из различных семейств 3, 8 и 13%. В горных районах кормовое значение отдельных групп растений приближается к значению их в лесной зоне.

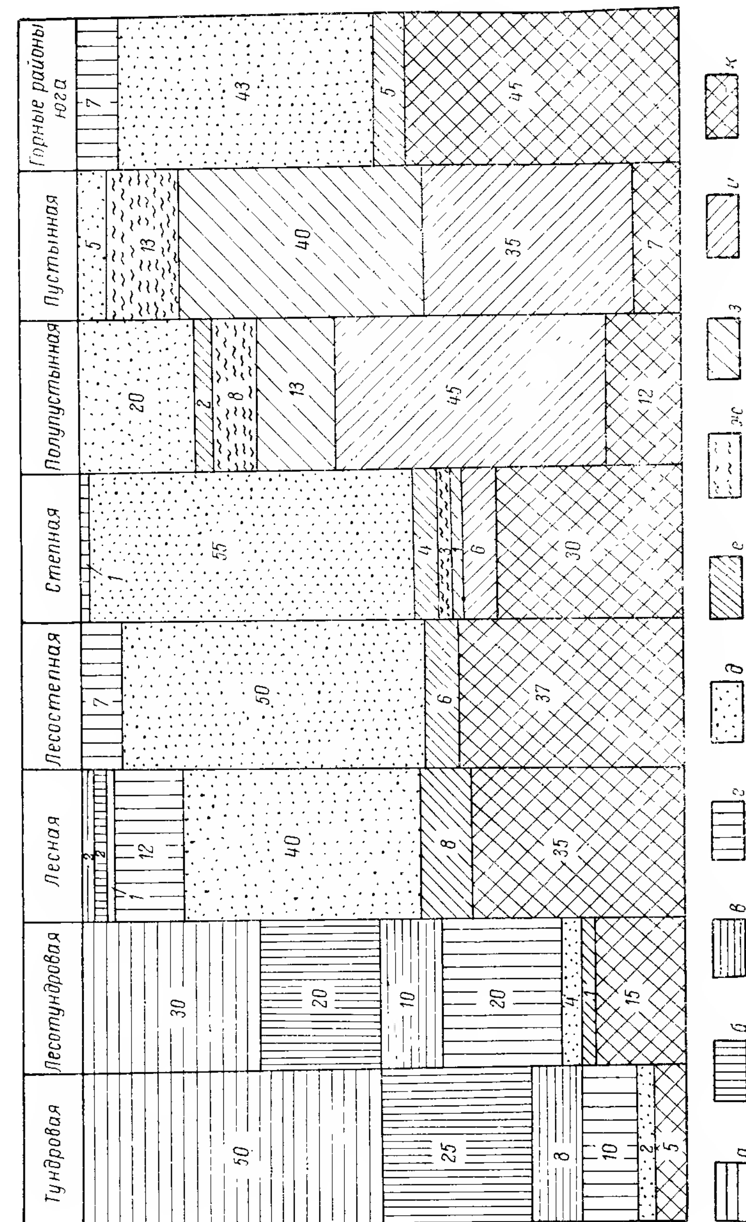
Б и о л о г и ч е с к а я и х о з я й с т в е н н а я п р о д у к т и в н о с т ь. При определении урожая сенокосов и пастбищ следует различать: у р о ж а й н о с т ь в а л о в у ю (или иначе б и о л о г и ч е с к у ю) — урожай растительной массы, получаемой при скашивании (срезании) всех растений у поверхности почвы в период (фазу) максимального развития растений сообщества в целом; у р о ж а й н о с т ь в а л о в у ю п о е д а е м ы х р а с т е н и й — из валового урожая всех растений исключается масса непоедаемых растений; у р о ж а й н о с т ь п о е д а е м ы х р а с т е н и й ф а к т и ч е с к у ю — количество растительной массы, используемое скотом в данных условиях (на пастбище, скашивание на сено, зеленый корм) и у р о ж а й н о с т ь п о е д а е м ы х р а с т е н и й н о р м а л ь н у ю — максимальное количество растительной массы, возможное к отчуждению (путем выпаса скотом или скашивания) с расчетом, что такое отчуждение не понизит урожай растений сообщества в количественном и качественном отношениях в последующие годы. Принято считать, что отрицательное воздействие на травянистую растительность не проявляется, если она стравливается или скашивается до высоты от поверхности почвы: в лесной зоне до 5—6 см, в лесостепи до 4—5 см, в полупустыне до 3—4 см и в пустыне до 2—3 см. Валовая урожайность для кустарников, полукустарников, кустарничков и полукустарничков принимается равной массе побегов текущего года, нормальная урожайность у них принимается равной 80—90% от валовой урожайности. В валовую урожайность высоких кустарников и деревьев включается только годовой прирост до высоты, доступной для использования скотом. Опыты показали, что даже на сеяных и

отличного качества природных пастбищах редко поедается свыше 80—90% нормального урожая поедаемой массы, а на значительной части природных пастбищ этот процент снижается до 65—75% и даже до 50—60%.

Биологический урожай по природным зонам был ориентировочно определен Лариным в 1936 г. Для травянистой растительности (без учета пойменных лугов и залежей) он был установлен: для лесной зоны в 14.3 ц/га, лесостепной — 12.5 ц/га, степной — 11.8 ц/га, для северной части Казахстана и для южной (типчаково-ковыльная степь) — 9.1 ц/га, для злаково-полынной полупустыни — 5.8 ц/га и для солянково-полынной пустыни — 4.0 ц/га. В 1955 г. Е. М. Лавренко, В. Н. Андреев и В. Л. Леонтьев опубликовали данные по валовому запасу и годичному приросту растительности по профилю от тундры к пустыням. Годичный прирост (биологический урожай) для растительных группировок, используемых для выпаса скота или для сенокошения, определен ими в таких величинах: для разнотравно-дриадовой арктической тундры в 4 ц/га, для разнотравно-осоковой тундры — 7 ц/га, ивняково-травяно-моховой тундры — 12 ц/га, березковой зеленомошной тундры — 14 ц/га. луговой, разнотравно-злаковой степи (лесостепь) 15 ц/га, типичной разнотравно-дерновинно-злаковой степи (север степи) — 14 ц/га, типчаково-ковыльной степи (южная половина степи) — 10 ц/га, полынно-типчаково-ковыльной степи —5 ц/га, дерновинно-злаковой и полынной пустыни — 4 ц/га, эфемерово-полынной полупустыни — 7 ц/га. Порядок цифр в обоих определениях близок. Но скорее всего биологическая продуктивность в действительности будет выше (по крайней мере начиная с лесной зоны и южнее), чем указано в обоих определениях. При современном наличии материалов еще не представляется возможным определить с достаточной точностью биологическую продуктивность громадного большинства типов природных сенокосов и пастбищ.

В 1959—1960 гг. геоботаники Ботанического института АН СССР В. Д. Александрова, Е. П. Матвеева, А. В. Калинина, Е. М. Лавренко, А. А. Юнатов, И. В. Ларин, Е. В. Шифферс, хорошо знающие кормовые угодья определенных зон СССР, определили примерное соотношение площадей для отдельных групп типов кормовых угодий и их урожайность по природным зонам СССР. Количество поедаемого корма при правильном использовании природных кормовых угодий в среднем по зонам было определено (в переводе на воздушно-сухой вес) в следующих размерах: тундра и лесотундра — 1.2 ц/га, лесная зона — 10.5 ц/га, лесостепная — 10.3 ц/га, степная — 6.3 ц/га, полупустынная — 4.4 ц/га, пустынная — 2.2 ц/га, горные районы юга — 8.5 ц/га и в среднем по всему СССР — 4.1 ц/га. По этим данным (без тундры и лесотундры) средняя для СССР урожайность сенокосов была определена в 12.4 ц/га и урожайность пастбищ в 4.2 ц/га и на всю площадь 5.0 ц/га. Положив в основу указанные урожаи и исходя из площадей природных кормовых угодий на 1 ноября 1960 г., следует считать, что при правильном использовании можно получить воздушно-сухой массы: на сенокосах 660 млн ц, на пастбищах 1334 млн ц, а всего 1994 млн ц. В переводе в кормовые единицы это составит около 997 млн ц.

Изученность флоры СССР в кормовом отношении. В монографии «Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР» (Ларин, Агабабян, Работнов и др., 1950, 1951, 1956 гг.) приведена кормовая характеристика 133 семейств, что составляет 82% семейств, описанных во «Флоре СССР». Отсутствуют кормовые характеристики по семействам, представленным немногими видами и занимающим небольшое место в растительном покрове сенокосов и пастбищ. Исходя из этого, можно было бы сделать вывод о достаточной изученности флоры СССР в кормовом отношении. Однако это далеко не так, если разобраться по существу вопроса. Так, из 17 525 видов, описанных во «Флоре СССР», сведения о кормовой ценности имеются только по 4730 видам цветковых и высших споровых растений (без мхов) или только по 27%.



Относительное кормовое значение отдельных групп растений по природным зонам СССР (в процентах).

а — лишайники *Lichenes*; *б* — ивы *Salix*; *в* — березы *Betula*; *г* — осоковые *Cyperaceae*; *д* — злаки *Gramineae*; *е* — бобовые *Leguminosae*; *ж* — эфемеры и эфемероиды Ephemeretum; *з* — маревые *Chenopodiaceae*; *и* — полыни *Artemisia*; *к* — прочие растения Herbae diversae.

Больше 30% всех описанных в указанной монографии видов имеют самую краткую характеристику, которая часто сводится к стереотипным фразам: «скотом не поедается», «скотом поедается хорошо» и т. д. Данные по химическому составу имеются только в отношении 1036 видов (24% от изученных). Число всех анализов 6171, т. е. на один вид приходится только 4 химических анализа, тогда как для достаточно полной характеристики вида необходимо иметь не менее 25—35 анализов (из различных пунктов ареала и в каждом пункте по фазам вегетации).

По нашим подсчетам, до 1955—1956 гг. опытов по определению переваримости и установлению по ним питательной ценности диких кормовых растений и их аналогов, введенных в культуру, было проведено только 538, относящихся к 126 видам, т. е. анализировалось одно растение из 38 видов, изученных в кормовом отношении и одно растение из 139 видов флоры СССР.

Из этих цифр видно, насколько еще мало изучены растения сенокосов и пастбищ в кормовом отношении. Надо все же отметить, что за последние годы изучение химического состава и переваримости кормовых растений значительно усилилось. Появились и сводные работы по химическому составу и питательной ценности растений по Казахской, Киргизской, Узбекской, Белорусской и другим республикам, но и этих дополнительных данных по химическому составу и питательной ценности растений еще недостаточно для кормовой оценки растений флоры СССР.

Однако опубликованные в указанной монографии материалы все же дают возможность оценить в первом приближении кормовые свойства отдельных семейств в целом. Из общего количества изученных видов (4730) удовлетворительно и хорошо поедается 56% видов и плохо или совсем не поедается 44%, из них 16% видов оказались ядовитыми или вредными для скота растениями. В то же время из числа изученных выявлен 481 вид растений, заслуживающих испытания в культуре. Из семейств, представленных большим числом видов, наибольший процент удовлетворительно и хорошо поедаемых растений содержат семейства: злаковых — 90%, бобовых — 86%, маревых — 72%, розоцветных — 66%, крестоцветных — 64%, гречишных — 62% и гвоздичных — 60%. Очень много ядовитых растений содержат молочайные — 96%, пасленовые — 94%, лютиковые — 52%, крестоцветные — 37% (главным образом вредные растения), лилейные — 26%, зонтичные — 14%.

По питательной ценности на первые места надо поставить виды семейств крапивных, крестоцветных, бобовых, гречишных, лютиковых. Высокой питательной ценностью обладают и листья ив и берез. Виды семейства злаковых, судя по их химическому составу, надо поставить на одно из последних мест по питательной ценности, учитывая же высокий процент поедаемых скотом растений этого семейства, следует считать злаки наряду с бобовыми наиболее ценными в кормовом отношении растениями. Хозяйственное значение злаковых тем более велико, что они на природных сенокосах и пастбищах часто являются ведущими растениями. Хозяйственная роль бобовых сильно возрастает вследствие большой площади их посева, а также ввиду исключительной роли их как обогатителей кормовых рационов скота протеином. Роль этих двух семейств в укреплении кормовой базы заключается также и в том, что среди них много растений, перспективных для введения в культуру (злаковых 154 и бобовых 188 видов) — 71% из числа рекомендуемых для испытания в культуре. Помимо этих двух семейств, значительна кормовая роль сена и пастбищного корма растений следующих семейств: сложноцветных (в полупустыне и пустыне), маревых (в пустыне), осоковых (в лесной и тундровой зонах, в пустыне и в горных районах). Меньшую роль в кормовом отношении, но все же достаточно заметную, играют виды семейств крестоцветных, зонтичных, гречишных, розоцветных, а в тундре и лесотундре — ивовых и березовых.

П л о щ а д и и к у л ь т у р т е х н и ч е с к о е с о с т о я н и е п р и р о д н ы х с е н о к о с о в и п а с т б и щ. Природные кормовые угодья занимают 370.8 млн га, из них сенокосов — 53.2 млн га и пастбищ — 317.6 млн га; сюда не входят 358.2 млн га, используемых на севере под выпас оленей (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Площади сенокосов и пастбищ по природным зонам СССР (в млн га)

Зоны	Площадь зон	В том числе			Кроме того, оленьих пастбищ
		сенокосов	пастбищ	всего	
Тундровая и лесотундровая	321	—	—	—	290.2
Лесная	1210	25.1	23.0	48.1	68.0
Лесостепная	154	10.0	12.6	22.6	—
Степная	156	7.8	58.6	66.4	—
Полупустынная	123	4.7	87.6	92.3	—
Пустынная	176	2.0	94.2	96.2	—
Горные районы юга	93.3	3.6	41.6	45.2	—
Всего	2233.3	53.2	317.6	370.8	358.2

Примечания. 1) Площади сенокосов и пастбищ даны по состоянию на конец 1960 г. 2) Площади природных зон исчислены в Ботаническом институте АН СССР в 1963 г. 3) Распределение сенокосов и пастбищ по зонам принято по подсчетам И. Н. Розова (1961), но с поправками на конец 1960 г.

Несмотря на большие площади природных кормовых угодий, в современном состоянии они не могут удовлетворить потребности животноводства в сене и в зеленом корме. Распределяются они крайне неравномерно по природным зонам и в пределах республик. Сенокосы сосредоточены в лесной и лесостепной зонах, а пастбища на юге. Больше всего природных кормовых угодий в южных республиках (Казахской, Туркменской, Узбекской, Киргизской — от 45 до 73% от всей земельной площади) и ничтожные площади находятся в лесостепи, степи европейской части РСФСР и в Украинской ССР (12.7% территории республики). Начиная с юга лесостепи и южнее бо́льшая часть растений пастбищ выгорает, вследствие чего продуктивность скота снижается. Многие территории пастбищ не обводнены. Так, в Казахской ССР из 174.2 млн га достаточно обводнено только 61 млн га, вследствие чего кормовые запасы пастбищ недоиспользуются. На сенокосах вследствие запаздывания со скашиванием трав и сильным разрывом между отдельными процессами сеноуборки фактически недобирается до 30% урожая. Помимо этого, из года в год сбор сена с сенокосов понижается: в среднем за 1937—1940 гг. на природных сенокосах накашивалось 10 ц/га сена, а за 1953—1961 гг. только 6.2 ц/га. Снижение урожайности и ухудшение кормовой массы природных кормовых угодий является следствием зарастания их кустарниками, деревьями, закочкаренности, заболоченности, смены одних растительных группировок другими, менее продуктивными, что вызвано отсутствием правильного их использования и элементарного ухода. Так, из обследованных землеустроителями 245.9 млн га сенокосов и пастбищ заросло деревьями и кустарниками 40.2 млн га (16.4%), покрыто кочками 2.2 млн га (0.8%), засорено камнями 14.3 млн га (5.8%), подвержено эрозии 5.7 млн га (2.3%). Таким образом, на площади 62.4 млн га (25.3%) необходимо проведение различных культуртехнических работ по приведению их в нормальное состояние. Кроме того, из общей площади обследованных природных кормовых угодий 9.3 млн га (3.8%) заболочено и нуждается в осушении.

Подсчеты показывают, что даже при таком состоянии природных кормовых угодий с них ежегодно собирается около 690 млн ц кормовых единиц, т. е. столько же, сколько собирается со всей площади сеяных трав и силосных культур.

П р и е м ы у л у ч ш е н и я и р а ц и о н а л ь н о г о и с п о л ь з о в а н и я. Мерами поверхностных и коренных улучшений продуктивность природных кормовых угодий можно повысить в 2—3 раза и более, и роль их в кормопроизводстве еще более возрастет. В то же время для придания кормовой базе большей устойчивости необходимо будет всемерно увеличивать и урожаи сеяных кормовых культур.

При определении удельного веса в кормопроизводстве природных кормовых угодий, а равно и площадей посева различных кормовых культур, необходимо прежде всего учитывать урожаи и себестоимость продукции, и не отдельно взятые, а в определенной совокупности. Так, например, очень часто себестоимость кормовой единицы в сене и особенно в пастбищной траве природных пастбищ ниже всех сеяных зернофуражных и других кормовых растений, тогда как сбор кормовых единиц, выращенных на тех же почвах, в несколько раз выше. Если такие угодья по их природным условиям могут распахиваться, их надо использовать под посевы культурных растений.

Продовольственные и технические культуры, дающие в определенных условиях устойчивые урожаи, необходимо выращивать вне очереди, не взирая на высокую себестоимость их продукции. Иной подход должен быть к кормовым культурам: надо сеять те культуры, которые в данных природных условиях дают при достаточно высокой продукции еще и наиболее низкую себестоимость. Самый дешевый корм как в СССР, так и в зарубежных странах дают культурные пастбища. Себестоимость кормовой единицы зерновых кормов и сена обычно в 1.5—2 раза больше, а сочных кормов (силосных, корнеклубнеплодов) в 4—7 раз больше.

К сожалению, в данное время все вышеуказанное в достаточной мере не учитывается и поэтому в организации кормовой базы по природным зонам имеются существенные недостатки.

О с н о в н ы е п у т и р е о р г а н и з а ц и и п р и р о д н о й к о р м о в о й п л о щ а д и п о з о н а м С С С Р.

Лесная зона и северная половина лесостепной зоны по своим климатическим условиям наиболее благоприятны для получения высоких урожаев на улучшенных природных кормовых угодьях и сеяных сенокосах и пастбищах. Особенно резко здесь могут повысить урожаи удобрения. В среднем по 464 опытам при поверхностном внесении на природных сенокосах по 4—5 ц/га минеральных удобрений получено дополнительно по 18.3 ц/га сена. Опыты показали также, что внесение 1 т аммиачной селитры дает в среднем прибавку на сеяных сенокосах 8—10 т сена, а на сеяных пастбищах 280—350 ц зеленой травы (5500—7000 кормовых единиц); внесение 1 т смеси суперфосфата и хлористого калия дает прибавку урожая на сеяных сенокосах 4—9 т сена и на сеяных пастбищах 200—250 ц зеленой травы (4000—5000 кормовых единиц). Минеральные удобрения целесообразно вносить на природных угодьях при урожае в первом укосе не менее 10 ц/га сена и при наличии в травостое ценных кормовых трав. Таких сенокосов и пастбищ в СССР не менее 50 млн га. К сожалению, имеет место недостаток минеральных удобрений и на природных сенокосах и пастбищах в полной мере они будут вноситься только через несколько лет.

В лесной зоне и на севере лесостепи необходимо принять все меры к резкому повышению урожаев (а в некоторых случаях и к расширению посевов) клевера красного и его смесей со злаковыми травами. Не говоря уже о значении его посевов для обогащения почвы биологическим азотом, сбор клеверного сена уже в ближайшие годы вполне возможно довести до 40—45 ц/га. В среднем за 4 года (1950—1953) на сортоучастках лесной зоны СССР было собрано по 45.6 ц/га сена, а в ряде опытов (в Институте кормов, в Северо-Западном институте сельского хозяйства, на кафедре луговодства Ленинградского с.-х. института и др.) в среднем за многие годы собирается от 60 до 100 ц/га сена. Во всех европейских странах, расположенных в лесной зоне, собираются урожаи сена клевера и люцерны порядка 70—90 ц/га в среднем по стране.

Следует отметить, что в таких странах, как Швеция, Норвегия, Финляндия, природные условия которых даже несколько хуже природных условий близких к ним районов СССР, площади посевов многолетних трав соответственно составляют 40.8, 58.2 и 60.0% от всей посевной площади. С посевов многолетних трав и с улучшенных природных кормовых угодий получают не только сено и пастбищный корм, но и зеленую массу для силосования и приготовления травяной муки.

В то же время необходимо отметить, что в ФРГ и ГДР значительное количество корма получают с промежуточных, подсевных и парозанимающих культур, что должно иметь место и у нас, прежде всего в лесной зоне. В первую очередь должны производиться посевы бобовых однолетних трав и клевера.

Не менее важной задачей в этой зоне является всемерное расширение площади сеяных и окультуренных пастбищ долголетнего пользования. Несколько лет тому назад исключительная роль их в создании продуктивной и наиболее дешевой кормовой базы для летнего периода была наконец осознана и площадь их во всех областях лесной зоны к 1 ноября 1960 г. достигла 908.1 тыс. га.

Во многих колхозах и совхозах прибалтийских республик, Ленинградской, Московской и других областей продуктивность такого рода пастбищ начала превышать 3—3.5 тыс. кормовых единиц при себестоимости кормовой единицы 1—2 коп. В некоторых колхозах и совхозах прибалтийских республик она достигла 4.5—5.5 тыс. кормовых единиц, а на опытных пастбищах во Всесоюзном институте кормов, в Эстонском институте земледелия и мелиорации, в Латвийском институте земледелия были получены урожаи зеленой массы, превышающие 400 ц/га (9500—12 000 кормовых единиц с содержанием 20—22 ц/га протеина).

С большим сожалением надо отметить, что в 1960—1961 гг. в Белорусской ССР, в Ленинградской обл. и некоторых других областях сеяные пастбища, с таким трудом созданные и огороженные, совершенно необоснованно были распаханы под посевы однолетних культур, а изгороди сожжены.

Неотложной задачей является и борьба с закустаренностью и залесенностью на природных кормовых угодьях. При однократном или двукратном опрыскивании таких площадей гербицидами 2,4-Д по норме 3—5 кг/га большинство кустарников и крупнотравья погибает. Стоимость обработки 1 га — 20—30 руб., а продуктивность после опрыскивания увеличивается на 5—10 ц/га поедаемого корма (в переводе на сухую массу).

В производстве кормов большая роль отводится пропашным культурам. Они должны давать в лесной зоне урожаи не менее 400—500 ц/га, однако и в этом случае себестоимость их кормовой единицы будет выше себестоимости ее в пастбищной траве и в сене сеяных и улучшенных природных кормовых угодий и клевера даже при относительно невысоких урожаях (травы 150—180 ц/га и сена 35—40 ц/га). В связи с этим пропашные кормовые культуры необходимо высевать в наиболее благоприятных природных условиях и с непременным и строгим учетом в каждом конкретном хозяйстве наличия трудовых ресурсов и высокой механизации их культур.

В южной половине лесостепи, в степи и в полупустыне огромные площади (около 102 млн га) природных кормовых угодий заняты солонцами и комплексами их с другими почвами. В данное время они дают 2—5 ц/га корма в переводе на сено. Опыты показали, что после предварительной обработки почвы (фрезой, ярусными плугами и другими орудиями) посев на них донника, люцерны, житняка, прутняка, костра и их смесей, а в некоторых районах суданской травы или сорго повышают продуктивность их в 3—10 раз. Так, в совхозе № 44 Татарского района Новосибирской области в среднем за 7 лет получен урожай сена донника и его смесей в 23.2 ц/га. В совхозе «Медет» Омской области урожай донника на сено составил 21—26 ц/га и урожай травосмеси в среднем за 5 лет — 28.4 ц/га

сена. Учитывая имеющийся опыт, можно определенно сказать, что не менее половины указанной площади можно будет использовать под посевы кормовых трав, а часть их — под зерновые и технические культуры.

В лесостепных и степных районах европейской части СССР свыше 25 млн га занято балками и оврагами, подверженными водной эрозии. Уже при уклонах свыше 5° посевы однолетних растений на склонах должны чередоваться с посевами многолетних трав или с лесопосадками, а при уклонах свыше 10° склоны необходимо засевать многолетними травами. Практика многих колхозов и совхозов показывает, что на склонах и днищах балок можно выращивать по 25—30 ц/га сена многолетних трав.

В создании устойчивой кормовой базы в ряде районов полупустынь и севера пустынь огромное значение имеет регулирование весеннего стока воды на естественных лиманах и низовьях степных и полупустынных рек и организация лиманного орошения. При лиманном орошении урожай сенокосов увеличивается в несколько раз и обычно достигает 20—25 и более ц/га сена, тогда как окружающие пастбища водоразделов дают всего лишь 3.5—5 ц/га корма в переводе на сено. В высоких частях лиманов на незасоленных и не сильно солонцеватых почвах вполне возможен посев кукурузы и ряда других культур. В данное время площадь регулированного весеннего стока воды на лиманах не превышает 1 млн га. Площадь лиманного орошения без больших технических сооружений можно довести до 7 млн га. Заготовка сена на лиманах позволит более правильно использовать не менее 25 млн га полынных и злаково-полынных пастбищ. Стоимость строительства 1 га лиманной площади составляет 15—25 руб. и затраты на него окупаются в 2 года.

В полупустынях и пустынях можно увеличить урожаи в 2—3 раза на песчаных пастбищах путем поверхностного подсева местных кормовых растений, а в глинистых эфемерово-полынных пустынях путем чересполосного посева изеня, сафлора, ячменя.

В полупустыне и пустыне крайне целесообразно организовать очаги оазисного орошения, выращивая на корм люцерну. Опыт Узбекского пастбищно-мелиоративного треста показывает, что 1 га площади, орошаемой за счет использования артезианских вод, обеспечивает 200 овец страховым запасом корма. В пустыне на 1 овцу отводится 4—7 га пастбищ. Таким образом, при наличии всего только 1 га орошаемой кормовой площади создается устойчивое хозяйство, соответствующее пастбищной площади 1000 га.

В полупустыне и пустыне в годы, богатые осадками, один раз в 4—5 лет бывают высокие урожаи кормовых растений на некоторых типах пастбищ и в такие годы там можно заготовить страховой запас сена на несколько лет. В связи с этим необходимо в ряде пунктов создать передвижные машинно-сенокосные станции.

В горных районах для орошения природных и сеяных сенокосов и пастбищ большое значение имеет использование горных ручьев и рек. При орошении только 0.5 млн га природных горных сенокосов и пастбищ (около 1% их площади) можно получить дополнительно более 5—8 млн ц прекрасного сена или 20—25 млн ц пастбищной травы, а при орошении 0.5 млн га сеяных трав это количество удвоится.

В настоящее время, помимо недостатка удобрений и гербицидов, чрезвычайно узким местом в работах по улучшению природных сенокосов и пастбищ является полное отсутствие семян кормовых растений для залужения и поверхностного подсева. Уже в ближайшие 2—3 года необходимо под семенниками многолетних растений иметь не менее 1 млн га. В то же время, начиная уже с 1964 г., следует организовать в широких масштабах сбор семян дикорастущих кормовых трав и кормовых полукустарничков и кустарничков.

Во всех хозяйствах необходим решительный переход на рациональные приемы выпаса. Многочисленные опыты показали, что только при правильном загонном выпасе и введении пастбищеоборотов продуктивность пастбищ повышается не менее чем на 25%.

Недопустимо также то крайне отрицательное отношение к возможности использования малоурожайных природных пастбищ, которое проявилось в некоторых газетных статьях. Опыты показали, что даже на низкоурожайных пастбищах степей и полупустынь при рациональном их использовании (правильное чередование сроков использования отдельных типов пастбищ, введение загонного выпаса и пастбищеоборотов) при нагуле молодняка крупного рогатого скота можно получать привесы по 800 и более грамм в сутки, а от мериносовых овец иметь настриг шерсти в 4.5 и более килограмм.

Необходимо также строго соблюдать ряд технических приемов, обеспечивающих при минимальных потерях заготовку сена высокой питательной ценности. В данное время в большинстве хозяйств не соблюдаются сроки скашивания травы, не применяются рациональные приемы сушки сена во влажных районах, допускаются разрывы между отдельными процессами сеноуборки, очень плохо укладывается сено для хранения и т. д. Строгое соблюдение при сеноуборке даже самых элементарных технических приемов увеличит сбор сена не менее чем на 30%. Безотлагательным также в сеноуборке является внедрение комплексной механизации, резкое расширение искусственной сушки травы и приготовление травяной муки, широкое развитие во влажных районах при сушке травы принудительного вентилирования.

Таким образом, для создания устойчивого кормопроизводства на всех природных зонах СССР необходимо организовать семеноводство кормовых растений, принять самые решительные меры к повсеместному применению рациональных приемов использования пастбищ, заготовки сена и травяной муки.

Помимо этого, в отдельных природных зонах СССР необходимо: 1) в лесной зоне всемерно повышать продуктивность природных кормовых угодий мерами поверхностного и коренного улучшения, создавать в широких размерах культурные пастбища, увеличить в 2—3 раза урожаи многолетних трав, развивать посевы однолетних бобовых трав и клевера как промежуточных посевных и парозанимающих культур, при всех этих мероприятиях широко использовать минеральные и органические удобрения; 2) в лесостепной и степной зонах и в полупустыне в широких размерах осваивать под посевы кормовых растений солонцы и их комплексы с другими почвами, склоны балок и их днища, расширять лиманное орошение; 3) в пустыне и полупустыне обводнить пастбища, развивать лиманное орошение, организовать среди больших массивов пастбищ орошаемые участки с возделыванием люцерны на сено как страхового фонда на зиму, производить подсев местных растений на песчаных пастбищах, организовать подвижные машинно-сенокосные станции для заготовки страховых запасов сена в годы высоких урожаев растений; 4) в горных районах в самых широких размерах использовать горные реки и ручьи для орошения природных кормовых угодий и сеяных трав, а также шире применять поверхностное внесение удобрений.

Преобразование природных кормовых угодий в ближайшие 20—30 лет. Объем мероприятий по улучшению природных сенокосов и пастбищ необходимо согласовать с общим планом развития сельского хозяйства. При условии полного удовлетворения сенокосов и пастбищ удобрениями, гербицидами, машинами и орудиями на ближайшие 20—30 лет можно определить этот объем только в предположительных, сугубо ориентировочных пределах, а именно:

а) на сенокосах создать: 34 млн га сенокосов с урожаем от 40 до 70 ц/га сена (2000—3500 корм. ед.) и 15 млн га пастбищ с урожаем 231 ц/га зеленой травы (5080 корм. ед.);

б) на пастбищах лесной зоны, в северной половине лесостепной зоны и в горных районах создать 8 млн га орошаемых сенокосов со средним урожаем 40 ц/га сена (2000 корм. ед.), 22 млн га пастбищ с урожаем 198—231 ц/га зеленой травы (4360—5080 корм. ед.) и 20 млн га пастбищ с урожаем 40.5—82.5 ц/га зеленой травы (1000—1820 корм. ед.);

в) на пастбищах степной, полупустынной и пустынной зон создать 8 млн га орошаемых сенокосов с урожаем 40 ц/га сена (2000 корм. ед.), 38 млн га пастбищ с урожаем от 30 до 60 ц/га зеленой травы (900—1800 корм. ед.).

Всего, следовательно, можно улучшить 145.2 млн га. К 1980—1990 гг. все пастбища и сенокосы должны быть обводнены и на них должно быть организовано правильное использование растений. Предположительно 20 млн га пастбищ и сенокосов будет освоено под зерновые и другие культуры. Несмотря на такие большие площади улучшений и распашек, все же еще останется 201.6 млн га неулучшенных пастбищ. При такой реконструкции природных кормовых угодий с каждого гектара пастбищ и сенокосов в лесных районах СССР будет получено кормовых единиц не менее, чем в передовых по кормопроизводству зарубежных странах (табл. 2).

Подсчеты показывают, что при указанных урожаях будет собираться ежегодно 2762 млн ц сена (1381 млн ц корм. ед.) и 12 534 млн ц пастбищного корма (2890 млн ц корм. ед.). Таким количеством кормов в течение полугода можно будет прокормить в переводе на взрослый крупный рогатый скот: на сене 81.3 млн голов и на пастбищах 170 млн голов.

ТАБЛИЦА 2

Ориентировочный сбор с 1 га урожая сена, пастбищного корма и кормовых единиц в 1980—1990 гг. (в ц/га)

Показатели	Сена или пастбищного корма	Кормовых единиц
Лесная и север лесостепной зоны и горные районы		
Сенокосы: средний урожай	57.6	2880[1]
Сенокосы: максимальный	70.0	3500
Пастбища: средний урожай	132	2900[2]
Пастбища: максимальный	231	5800
Юг лесостепной, степной, полупустынной и пустынной зон		
Сенокосы: средний урожай	8.0	400
Сенокосы: максимальный	40.0	2000
Пастбища: средний урожай	12.0	339
Пастбища: максимальный	60.0	1800
По СССР		
Пастбища: средний урожай	41.4	961
Пастбища: максимальный	231.0	5080
Пастбища: минимальный	6.3	160
На всю площадь природных кормовых угодий	—	1217

Примечание. Отмеченные цифрами [1] и [2] урожаи — это средние урожаи на площади 67 млн га. В отдельных хозяйствах будут получать урожаи в 1.5—2 раза выше.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 581.52: 581.84

В. Г. Николаевский

К МЕТОДИКЕ КОЛИЧЕСТВЕННО-АНАТОМИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ ВЛИЯНИЯ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ НА СТРУКТУРУ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Изучению влияния факторов внешней среды на анатомическое строение растений посвящено громадное количество работ. Исследовались изменения в анатомической структуре растений, возникшие в результате недостатка воды в почве и атмосфере (работы В. Р. Заленского, В. Г. Александрова с сотр., В. К. Василевской, Л. И. Липаевой, Ф. Д. Сказкина, И. Г. Серебрякова, Б. А. Келлера, Ф. Ф. Лейсле, Э. Ф. Келлер-Лейсле, Н. А. Максимова, Е. В. Лебединцевой, В. А. Паланджян, Rippel, D'Cruz с сотр., Eberhardt, и др.) (см. «Литература»), недостатка элементов минерального питания и микроэлементов (работы З. Д. Прянишниковой, И. Е. Рогалева, С. Ф. Завалишиной, А. П. Щербакова, Warington, Struckmeyer, и др.), засоления почвы (работы Ф. Ф. Лейсле, Э. Ф. Келлер-Лейсле, Г. Н. Новикова, Д. К. Саидова, Н. И. Багдыкова и Г. Р. Матухина, Е. Ф. Иваницкой, В. Г. Николаевского). Изучалось влияние на анатомическое строение растений биологических факторов (Тепукина, 1958; Николаевский, 1961в), глубины расположения корней в почве и степени аэрации почвы (Демиденко, 1927; Онищенко, 1953; Sun, 1955) и многих других факторов. Несмотря на большое количество исследований, в экологической анатомии остается еще большое число неясных и спорных вопросов. Последнее обстоятельство, помимо прочего, объясняется и тем, что применявшаяся до сих пор методика количественно-анатомического изучения растений характеризуется односторонностью и недостаточной глубиной. В большинстве своих работ указанные авторы применяли главным образом описательные методы, а с количественной стороны изучались лишь некоторые признаки. В большинстве случаев измерялась толщина пластинки листа и слагающих ее тканей (эпидермиса, палисадной и губчатой паренхимы), величина клеток эпидермиса и мезофилла, подсчитывались число устьиц и длина жилок на единице поверхности листа. Очень слабо изучены изменения структуры проводящей системы листьев в разных природных условиях. Почти совершенно нет работ, освещающих относительное развитие тканей в листьях. Еще хуже с эколого-анатомической точки зрения изучен стебель. Чаще всего приводятся числа, характеризующие диаметр и количество сосудов в древесине (ксилеме), размеры клеток и оболочек, реже — абсолютные размеры отдельных тканей на поперечных срезах (площадь или толщина).

Такой подход к изучению изменений внутренней структуры растений под влиянием внешней среды в настоящее время является явно недостаточным, ибо не может дать полной и глубокой характеристики изменений строения растений в связи с приспособлением их к определенным условиям произрастания. В ходе глубоких изменений под влиянием внешних факторов растение реагирует изменением всего обмена веществ, что влечет за собой соответствующие преобразования всей его внутренней организации и структуры. Чтобы полно и всесторонне оценить и понять значение для растения того или иного изменения в его строении под действием определенных факторов, необходимо подвергнуть его комплексному количественно-анатомическому изучению.

Характеристика внутреннего строения растения при эколого-анатомическом его изучении с помощью абсолютных чисел (площадь отдельных тканей на поперечном срезе, размер клеток, количество и диаметр сосудов и пр.) еще недостаточна для понимания существа анатомической реакции растения на внешние воздействия. Так, увеличение длины жилок на единице поверхности листа далеко не всегда говорит об увеличении объема проводящей системы в листе, так как в указанных случаях зачастую происходит уменьшение диаметра сосудов в проводящих пучках, что ведет к уменьшению общего ложа водного тока в листе. С другой стороны, у некоторых растений в ксерофитных условиях не происходит увеличения длины жилок, но зато существенно увеличивается диаметр сосудов (Липаева, 1951).

Значительно больше для понимания степени развития той или иной ткани в растении дают показатели, характеризующие объемное соотношение тканей в данном ор-

гане. Чаще всего объемное соотношение тканей определяют по соотношению площадей, занимаемых этими тканями на поперечном срезе. Подобный подход к изучению внутренней структуры растений применен в работах А. Л. Курсанова с сотр. (1933), В. Е. Вихрова (1954), И. С. Петинова с сотр. (1938, 1940, 1952, 1956) и других исследователей. Еще большее значение для понимания приспособительной анатомической реакции растения на внешние условия имеет выведение так называемых анатомических коэффициентов, показывающих относительное развитие тканей различных органов растения. Известно, что еще в работах Рюбеля (Rübel, 1920) и Губера (Huber, 1924, цит. по Максимову, 1952) было показано, что у побегов растений, выросших в условиях, которые способствовали интенсивной транспирации, значительно возрастает отношение площади просветов сосудов ксилемы к площади всех листьев данного побега. Позже А. Л. Курсанов с сотр. (1933), И. Г. Серебряков (1952, 1955) и другие использовали ряд подобных показателей в своих исследованиях — отношение площади просветов сосудов ксилемы побега к площади всех вышележащих листьев, соотношение объемов ксилемы и флоэмы в проводящих пучках и многие другие.

Указанные методы дают возможность глубоко и всесторонне охарактеризовать анатомические особенности реакции растения на разнообразные факторы внешней среды, выявить не только количественные, но и качественные изменения у растений. Подобные углубленные количественно-анатомические исследования могут найти применение, по нашему мнению, не только при изучении экотипов растений в природе или влияния различных условий на растительный организм в эксперименте, но и в исследованиях, посвященных вопросам систематической анатомии.

С учетом вышеизложенного выполнены наши последние работы (Николаевский, 1961а, 1961б, 1962а, 1962б; Овчинников и Николаевский, 1961), что позволило показать своеобразие анатомической перестройки растений под воздействием недостаточного водоснабжения, засоления почвы и др.

На основании многочисленных литературных источников и некоторых собственных исследований нами разработана специальная схема последовательного количественного изучения анатомического строения растений из различных условий внешней среды, которую мы и предлагаем вниманию читателей в данной работе.

Для детального сравнения особенностей анатомического строения растений, выросших в различных условиях, исследованию подвергаются все главнейшие вегетативные органы растения — листья, стебли, корни, клубни, корневища и т. п., а также некоторые их части (например, черешки листьев). Прежде всего определяют главнейшие морфологические показатели, характеризующие растения из данного местообитания — высота и диаметр стебля, число узлов и междоузлий, площадь одного листа. Если предполагается рассчитывать анатомические коэффициенты, то необходимо определить площадь всех листьев на данном стебле выше места предполагаемого изготовления его поперечных срезов. Затем на препаратах, изготовленных соответствующим образом, изучаются, измеряются и описываются.

1) О б щ е е а н а т о м и ч е с к о е с т р о е н и е о р г а н а. Методика подобных описаний и соответствующие анкеты приводятся в работах М. С. Гзырян (1959) и С. Е. Захаревич (1954) для листьев, А. М. Гасанова (1959) для корней и стеблей, А. А. Яценко-Хмелевского (1954) для древесины.

2) А б с о л ю т н о е р а з в и т и е т к а н е й в о р г а н е. Характеризуется числами, показывающими размеры ткани (толщину, площадь на поперечном срезе), количество слоев клеток, составляющих ткань, и т. п. Эта часть работы подразумевает определение следующих показателей.

Л и с т. На поперечных срезах — толщина пластинки листа, толщина верхнего и нижнего эпидермиса, кутикулы, палисадной и губчатой паренхимы, размер межклетников, диаметр сосудов главных жилок; для злаков дополнительно устанавливают число проводящих пучков на 1 мм ширины листовой пластинки. Если проводящие пучки в листе дифференцированы на крупные и мелкие, что свойственно многим злакам, устанавливают соотношение крупных и мелких пучков. Далее при наличии трихом, железок и др. образований устанавливают их параметры.

На препаратах эпидермиса или парадермальных срезах определяют число устьиц, клеток эпидермиса и длину жилок на единице поверхности листа. Определяют также параметры замыкающих клеток устьиц, околоустьичных клеток и других клеток эпидермиса.

С т е б е л ь, к о р е н ь, ч е р е ш о к л и с т а и т. п. На поперечных срезах устанавливают диаметр органа, площадь поперечного сечения, площадь выполненной тканями части (для полых органов), толщину эпидермиса, первичной коры, слоя колленхимы, склеренхимного кольца, эндодермы, перицикла, кольца флоэмы, ксилемы, диаметр центрального цилиндра, сердцевины. Указанные показатели (кроме первых трех) определяют по радиусу органа и выражают в мм или в процентах к радиусу. Далее определяют размер клеток отдельных тканей, число проводящих пучков (для органов пучкового строения), количество пучков на 1 кв. мм поперечного среза, среднюю площадь пучка. Если пучки резко отличаются по размерам (что имеет место у злаков), то отдельно учитывают крупные и мелкие пучки. Для корня дополнительно подсчитывают число групп протофлоэмных и протоксилемных элементов, как известно у большинства корней чередующихся друг с другом. Для каждой ткани указанных органов устанавливается (если это возможно) количество рядов составляющих их клеток (по радиусу) и измеряется толщина клеточных оболочек. Отмечается наличие и число пропускных клеток в эндодерме, количество элементов во флоэмном тяже проводящего пучка. Определяется средний диаметр сосудов (тангентальный) в ксилеме и диаметр ситовидных трубок во флоэме. Во вторичных покровных тканях измеряют толщину перидермы и составляющих ее компонентов — пробки, феллодермы и феллогена. Учитывают число чечевичек на 1 мм окружности стебля на поперечном срезе.

В органах, имеющих большие массивы древесины, последняя изучается отдельно. Определяют ширину годичного слоя прироста ранней и поздней древесины (в процентах), число сосудов на 1 кв мм поперечного среза, диаметр сосудов (тангентальный), количество древесинных лучей на 1 мм окружности годичного кольца, ширину лучей, диаметр клеток либриформа, толщину их оболочек. На продольных срезах определяют, из скольких рядов клеток состоят лучи по ширине, высоту и ширину лучей. На препаратах мацерированной древесины определяют длину элементов древесины.

В древесине желательно отмечать (когда это возможно) степень кольцесосудистости, определяемую как отношение среднего диаметра сосудов ранней зоны кольца прироста к среднему диаметру сосудов поздней зоны (Чистякова, 1959).

Определение размеров отдельных элементов на анатомических препаратах, а также подсчет их количества на единице поверхности среза не представляют особых затруднений и описаны в многочисленных руководствах по ботанической микротехнике (например, Наумов и Козлов, 1954). Подробно об измерениях элементов древесины см. в сводке А. А. Яценко-Хмелевского (1954) и работах В. Е. Вихрова (1949, 1954).

3) О т н о с и т е л ь н о е р а з в и т и е т к а н е й в о р г а н е. Эта часть работы подразумевает определение соотношения разных тканей органа, которое выражается числами, характеризующими площадь каждой ткани в процентах от площади поперечного среза всего органа или его части (например, проводящего пучка).

На поперечных срезах листьев определяют соотношение эпидермиса, палисадной паренхимы, губчатой паренхимы, проводящих пучков, склеренхимы (или других механических тканей), водозапасающих клеток и прочих компонентов («моторные» клетки у злаков, млечники и пр.).

На поперечных срезах стеблей, корней, черешков листьев и других подобных органов устанавливают соотношение эпидермиса (или вторичной покровной ткани), коры, центрального цилиндра, сердцевины, проводящих пучков (для органов пучкового строения), кольца флоэмы, кольца ксилемы (для органов непучкового типа), механических тканей (колленхимы, склеренхимы), аэренхимы, просветов сосудов и прочих тканей — выделительных, запасающих и др.

В органах с развитой древесиной последняя изучается отдельно. Определяют объемное соотношение отдельных компонентов древесины, выражаемое соотношением (в процентах) тех площадей, которые занимают отдельные ткани на поперечном срезе. Учитывают следующие элементы: сосуды и трахеиды, древесинную паренхиму, лучи, механические элементы и проч.

Во вторичном лубе устанавливают соотношение мягкого (проводящие элементы, паренхима) и твердого (склеренхима) луба и лучей.

В отдельных проводящих пучках листьев, черешков, стеблей и прочих органов на поперечных срезах отмечают соотношение (в процентах площади поперечного сечения пучка) ксилемы, просветов сосудов, флоэмы, склеренхимы, паренхимных обкладок.

Определение площади той или иной ткани или соотношения тканей в процентах на поперечных срезах производится по фотоснимкам, рисункам или фотоотпечаткам препаратов с помощью весового, планиметрического или линейного методов, которые подробно описаны в работах А. А. Яценко-Хмелевского и Н. Н. Брегадзе (1939), В. Е. Вихрова (1954) и А. А. Яценко-Хмелевского (1954).

4) С о о т н о ш е н и е т к а н е й р а з н ы х о р г а н о в. Эта часть работы подразумевает определение (главным образом путем расчетов, используя числа полученные ранее) следующих показателей.

а) Удельная площадь черешка (стебля) — УПЧ (УПС). Определяется как отношение площади поперечного среза черешка (стебля) к площади данного листа — для УПЧ, или площади всех вышележащих листьев — для УПС.

б) Удельная площадь ксилемы черешка (стебля) — УКЧ (УКС). Определяется как отношение площади ксилемы на поперечном срезе черешка (стебля) к площади данного листа (для УКЧ) или площади всех вышележащих листьев (для УКС).

в) Удельная площадь флоэмы черешка (стебля) — УФЧ (УФС). Определение — подобно УКЧ (УКС).

г) Удельная проводящая площадь черешка (стебля) — УПрЧ (УПрС). Определяется как отношение площади просветов сосудов на поперечном срезе черешка (стебля) к площади данного листа — для УПрЧ, или площади всех вышележащих листьев — для УПрС.

д) Соотношение ксилемы и флоэмы в органе (стебле, черешке, корне) или отдельном проводящем пучке — КС ФЛ. Определяется как отношение площади ксилемы к площади флоэмы на поперечном срезе органа или проводящего пучка.

Необходимо учесть, что различные объекты часто отличаются большим своеобразием внутреннего строения, в связи с чем вышеизложенную схему приходится видоизменять. Например, соотношение тканей в стебле со сплошным кольцом ксилемы и флоэмы на поперечном срезе можно вполне отчетливо показать с помощью чисел,

выражающих толщину эпидермиса, коры, флоэмы, ксилемы и других тканей в процентах радиуса стебля. Для стеблей же пучкового строения соотношение тканей на поперечном срезе можно показать только, сравнивая между собой площади, занимаемые каждой тканью на поперечном срезе. Точно так же, листья злаков необходимо характеризовать показателями, несколько отличающимися от показателей для типичного листа двудольных.

Далее, нет необходимости предложенную схему количественно-анатомического изучения растения использовать полностью при любых анатомических исследованиях. В каждом отдельном случае в зависимости от специфики работы и от того, какие цели ставит перед собой исследователь, необходимо выбирать из общей схемы наиболее характерные для данного случая показатели. Так, при эколого-анатомических работах наибольший эффект можно получить, применяя одни показатели (главным образом анатомические коэффициенты), а при изучении коррелятивных отношений в строении растительного организма — другие (количественные соотношения тканей).

При количественно-анатомическом исследовании, для того чтобы показать, что различия в строении разных образцов достаточно достоверны, все полученные данные следует обязательно обрабатывать методами вариационной статистики. Для этого количество собранных для исследования растений и число изготовленных препаратов из каждого растения должно быть таким, чтобы можно было получить по каждому показателю не менее 30 (а лучше — еще больше) отдельных измерений. Необходимо учесть, что для различных показателей указанное число, возможно, окажется различным. К сожалению, по данному вопросу в настоящее время почти не имеется исследований и установить что-либо достоверное не представляется возможным. Подробно о применении вариационного метода в биологических исследованиях см. в работе П. Ф. Рокицкого (1961).

При проведении количественно-анатомических исследований большое значение имеет выбор частей растения для фиксации и последующего изучения, а также время сбора материала. Известно, что органы растений подвержены метамерной изменчивости в зависимости от времени и места образования их на растении. Поэтому правильному выбору органов и их частей должно быть уделено большое внимание. Сведений по указанному вопросу пока еще очень мало в литературе. Из имеющихся данных можно указать на следующие. Рядом исследователей показано, что материал лучше всего собирать в период цветения и плодоношения растений, что для количественно-анатомических исследований соломины злаков следует изготовлять срезы из верхней части нижней трети второго-третьего надземного междоузлия, листья для изучения следует собирать из средней части побегов (несколько ближе к верхушке), для исследований берутся образцы из средней части пластинки листа между главной жилкой и краем листа (Баранов, 1924а, 1924б; Люблинский, 1928; Александров и Джапаридзе, 1930, и др.).

В заключение необходимо заметить, что вышеизложенная схема, являясь первой попыткой подобного рода, конечно не свободна от недостатков. Сознавая это, мы все же надеемся, что эта работа не окажется бесполезной в развитии советской экологической анатомии.

Литература

Александров В. Г. (1925). О пластичности листовой структуры у травянистых растений. Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт., 55, 3. — Александров В. Г. и О. Г. Александрова. (1925). Количественные изменения в строении листьев некоторых травянистых растений при различных сроках посева. Научно-агрономич. журн., 2. — Александров В. Г., О. Г. Александрова и А. С. Тимофеев. (1921). Водоснабжение листа и его строение. Зап. научно-прикл. отд. Тифлисск. бот. сада, 2. — Александров В. Г. и Л. И. Джапаридзе. (1930). О пределах пластичности листа. Изв. Гл. бот. сада, 29. — Александров В. Г. и К. Е. Цхакая. (1926). К проблеме степени пластичности листа и возникновения ксероморфной структуры. Тр. с.-х. оп. учреждений Дона и Сев. Кавказа, 9. — Багдыков Н. И. и Г. Р. Матухин. (1957). Анатомические изменения у ячменя в связи с адаптацией к засолению почвы. Уч. зап. Ростовск. унив., 28, Тр. биол.-почв. факульт., 5. — Багдыков Н. И. и Г. Р. Матухин. (1958). Изменения анатомической структуры у томатов и проса в процессе их адаптации к почвенному засолению. Уч. зап. Ростовск. унив., 51. — Баранов П. А. (1924а). К методике количественного анатомического исследования растений. 1. Распределение устьиц. Бюлл. САГУ, 4. — Баранов П. А. (1924б). К методике количественного анатомического изучения растений. Бюлл. САГУ, 7. — Василевская В. К. (1941). Анатомическое строение плодовых Копет-Дага в различных условиях культуры. Сов. бот., 1—2. — Василевская В. К. (1954). Формирование листа засухоустойчивых растений. — Вихров В. Е. (1949). Значение и методы измерений элементов микроскопического строения древесины. Тр. Инст. леса АН СССР, 4. — Вихров В. Е. (1954). Строение и физико-механические свойства древесины дуба. — Гасанов А. М. (1959). Опыт эколого-анатомического исследования некоторых растений Азербайджана, произрастающих в различных климатических условиях. Тр. Инст. бот. АН Азерб. ССР, 21. — Гзырян М. С. (1959). К методике анатомического изучения листьев двудольных растений. Тр. Инст. бот. АН Азерб. ССР, 21. — Демиденко Т. (1927). Отношение кукурузы к водно-воздушному режиму почвы. Научно-агрономич. журн., 3. — Завалишина С. Ф. (1955).

Влияние бора на развитие тканей сосудистоволокнистых пучков огурца посевного. Уч. зап. Ленингр. гос. пед. инст., 109. — Заленский В. Р. (1904). Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений. Изв. Киевск. политехнич. инст., 4, 1. — Захаревич С. Е. (1954). К методике описания эпидермиса листа. Вестн. ЛГУ, 4. — Иваницкая Е. Ф. (1960). Анатомо-физиологические изменения хлопчатника в условиях разнокачественного засоления почвы. В сб.: Физиология устойчивости растений. — Иваницкая Е. Ф. (1961). Влияние анионов на хлопчатник в условиях гравийной культуры. Физиолог. раст., 8, 1. — Келлер Б. А. (1929). О связи между общей длиной жилок и интенсивностью транспирации. Тр. Бот. опытн. ст. им. Б. А. Келлера, 1. — Келлер Б. А. (1933). Об анатомическом строении листьев, устойчивых к засухе и жаре. Сов. бот., 2. — Келлер-Лейсле Э. Ф. (1927). Некоторые анатомические различия у *Atriplex verrucifera* и *A. canum* в засоленных и незасоленных культурах. Природа и сельск. хоз. засушливых обл. СССР, I—2. — Келлер-Лейсле Э. Ф. (1931). Строение кожицы у различных видов в связи с условиями жизненной обстановки. Сборник, посвященный 25-летнему юбилею Б. А. Келлера. — Келлер-Лейсле Э. Ф. (1940). Длина жилок и число устьиц на единицу поверхности листа как экологический признак. В сб.: Растение и среда, 1. — Курсанов А., В. Благовещенский и М. Казакова. (1933). Влияние влажности почвы на физиологические процессы и химический состав сахарной свеклы. Бюлл. МОИП, отд. биолог., XI, 2. — Лебединцева Е. В. (1926). Физиологические и анатомические особенности у растений, выросших в сухой и влажной атмосфере. Изв. Главн. бот. сада, 25, 4. — Лейсле Ф. Ф. (1931). Некоторые физиологические и анатомические особенности у видов *Statice* в связи с условиями обитания. В сб.: 25 лет педагогической и общественной работы акад. Б. А. Келлера. — Лейсле Ф. Ф. (1933). Некоторые сравнительно-анатомические особенности в строении *Quercus pedunculata*, *Q. pubescens*, *Q. robur*. Сов. бот., 2. — Лейсле Ф. Ф. (1940). Влияние засоления и укороченного дня на изменение признаков количественной анатомии у фасоли. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 4, Экспериментальная ботаника, 4. — Липаева Л. И. (1951). О некоторых особенностях строения проводящей системы растений в связи с условиями их местообитания. Изд. АН Казахской ССР, № 112, сер. «Освоение пустынь», 2. — Липаева Л. И. (1952). О строении листьев пустынных растений южного Прибалхашья. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 57, 5. — Липаева Л. И. (1954). О некоторых внутренних и внешних соотношениях в строении водопроводящей системы и транспирационного аппарата растений. Тр. Инст. физиолог. раст., 8, 2. — Липаева Л. И. (1955). О некоторых соотношениях в строении листьев растений в связи с температурой и влажностью их местообитаний. Тр. Инст. физиолог. раст., 9. — Люблинский Г. И. (1928). О водопроводящей системе стеблей различных по засухоустойчивости рас пшеницы. Тр. Сев.-Кавказск. ассоц. н.-и. инст., 53, 9. — Максимов Н. А. (1952). Физиологические основы засухоустойчивости растений. 1926 г. В кн. «Избранные работы», 1. — Наумов Н. А. и В. Е. Козлов. (1954). Основы ботанической микротехники. — Николаевский В. Г. (1961а). Влияние засоления почвы на анатомическое строение древесины белой акации. Лесн. журн., 1. — Ніколаєвський В. Г. (1961б). Деякі особливості анатомічної будови очерету звичайного (*Phragmites communis* Trin.) з засолених грунтів. Укр. бот. журн., 18, 5. — Николаевский В. Г. (1961в). Внутривидовые взаимоотношения у деревьев на ранних периодах роста. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 66, 1. — Ніколаєвський В. Г. (1962а). Особливості анатомічної будови листя очерету звичайного з засолених ґрунтів. Укр. бот. журн., 19, 6. — Николаевский В. Г. (1962б). Особенности анатомического строения стелющихся побегов тростника обыкновенного. Научн. докл. высш. школы, биологич. науки, 2. — Новиков Г. Н. (1938). Морфогенное воздействие поваренной соли на *Arabidopsis taliana* и *A. pumila*. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, Экспериментальная ботаника, 3. — Овчинников М. М. и В. Г. Ніколаєвський. (1961). Закономірні зміни анатомічні будови коренів кукурудзи в залежності від місця утворення їх на рослині. Укр. бот. журн., 18, 6. — Онищенко И. И. (1953). Анатомические особенности строения корней дуба на различной глубине залегания. Агробиология, 2. — Паланджян В. А. (1959). Влияние повышенной влажности атмосферы на некоторые анатомические признаки побегов ильма эллиптического. Изв. АН АрмССР, биологич. науки, 12, 4. — Петинов Н. С., В. Л. Бровцына и Д. Д. Прусакова. (1952). Анатомические показатели продуктивности яровых пшениц. В сб.: Орошение сельскохозяйственных культур в Ц.-Черноземной полосе РСФСР, 1. — Петинов Н. С. и Г. А. Зак. (1938). Влияние закаливания на структуру растений. ДАН СССР, 19, 6—7. — Петинов Н. С., Г. А. Зак и В. Л. Бровцына. (1940). Изменения в анатомическом строении листа проса в зависимости от условий минерального питания и орошения. Докл. ВАСХНИЛ, 9. — Петинов Н. С. и Н. Н. Харанян. (1956). Анатомофизиологические особенности ветвистой пшеницы в условиях орошения. Физиология растений, 3, 1. — Прянишникова З. Д. (1956). Влияние недостатка бора на анатомическое строение подсолнечника, сои и гречихи. В сб.: Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. — Прянишникова З. Д. (1958). Изменение анатомической структуры у некоторых растений при калийном голодании. Сб. работ кафедры ботаники Моск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева, 1. — Рогалев И. Е. (1957). О дифференциации сосудисто-волокнистых пучков и сосудов ксилемы под влиянием фосфорного питания растений. ДАН СССР, 115, 6. — Рокицкий П. Ф. (1961). Основы вариационной статистики для биологов. — Сан-

дов Д. К. (1960). Влияние засоленных карбонатами Mg почв на анатомо-морфоло-
гическое строение органов хлопчатника. В сб.: Физиология устойчивости растений. —
Серебряков И. Г. (1952). Материалы по изучению географической изменчи-
вости сеянцев дуба от полупустыни до хвойно-широколиственных лесов. Бот. журн., 6. —
Серебряков И. Г. (1955). К вопросу о подсыхании сеянцев дуба в районе
Камышина и Сталинграда. Уч. зап. Моск. гор. пед. инст. им. Потемкина. Каф. бо-
таники, 29. — Сказкин Ф. Д. (1938). К вопросу об анатомо-физиологическом
изучении критических по отношению к недостатку воды в почве периодов у овса. Тр.
конфер. по почвовед. и физиолог. культурных раст., 11. — Тепукина В. М.
(1958). Об изменениях в анатомии стебля дремы белой *Melandrium album* в односостав-
ных одновозрастных зарослях. Сб. науч. студ. работ Ярославск. гос. пед. инст., 1. —
Чистякова О. Н. (1959). О возникновении кольцесосудистости у дуба череш-
чатого. Научн. докл. высш. школы, биологич. науки, 1. — Щербаков А. П.
(1949). Некоторые изменения в анатомическом строении стебля сои под влиянием Ca
и Mg. Бот. журн., 2. — Яценко-Хмелевский А. А. (1954). Основы и ме-
тоды анатомического исследования древесины. — Яценко-Хмелев-
ский А. А. и Н. Н. Брегадзе. (1939). К методике определения пористости
древесины путем простейших измерений под микроскопом. Тр. Тбилисск. бот.
общ., 7. — D'Cruz R., S. Pandeya. B. Chaugule. (1958). Anatomy of *Sola-
num melongena* seedlings hardened under different moisture stresses. Journ. Indian Bot.
Soc., 37, 3. — Eberhardt P. H. (1903). Influence de b'air sec et de l'air humide
sur la forme et la structure des végétaux. Ann. Sci. Nat. Bot., 8 ser., 18. — Rippel A.
(1919). Der Einfluss der Bodentrockenheit auf den anatomischen Bau der Pflanzen,
insbesondere von *Sinapis alba*. Beih. Bot. Centralb., 36, 1. — Rübel E. (1920).
Experimentelle Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Wasserleitungsbahn
und Transpirationsverhaltnissen bei *Heliantus annus* L. Beih. Bot. Centralb., 37, 1. —
Struckmeyer B. E. (1960). The effect of inadequate supplies of some nutrient
elements on foliar symptoms and leaf anatomy of poinsettia *Euphorbia pulcherrima*
Willd. Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci., 75. — Sun C. N. (1955). Growth and develop-
ment of primary tissues in aerated and non-aerated roots of soy-bean. Bull. Torrey Bot.
Club, 82, 6. — Warington K. (1926). The changes induced in the anatomical
structure of *Vicia faba* by the absense of Boron from the nutrient solution. Ann. Bot.,
40, 157.

г. Цюрупинск.
Херсонская обл.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 581.9(571.1+571.5:47—17)

О. В. Ребристая

ПРЕДЕЛЫ РАСПРОСТРАНЕНИЯ СИБИРСКИХ ВИДОВ НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРЕ

С 15 рисунками

Изучение ареалов арктических растений представляет большой интерес в связи с изучением истории расселения видов, формирования флор и особенно как основа для проведения флористического районирования Арктики.

В настоящем сообщении мы рассмотрим лишь один небольшой вопрос о распространении сибирских арктических видов на европейском северо-востоке.

Флора европейской Арктики, территории, испытавшей повторные оледенения и морские трансгрессии, сложилась в результате миграций различных групп видов. В ее составе мы встречаем эоарктические, гипоарктические, арктоальпийские, бореальные и другие виды, как европейские, так и американо-азиатские по своему происхождению. Некоторые специфические особенности их распространения особенно отчетливо выявились в результате проведенного анализа ряда конкретных флор восточной части Большеземельской тундры (Воркута, Хальмер-ю, верховья Усы, верховья Кары).

Значительную роль в составе указанных флор играют сибирские виды. По характеру своего распространения на северо-востоке Европы все эти виды, могут быть, объединены в ряд групп; мы выделяем четыре такие группы.

1. Виды, распространенные только на Полярном Урале и незначительно заходящие в равнинные тундры. Это горные восточносибирские виды: *Carex melanocarpa* Cham., *C. sabynensis* Less., *Nardosmia gmelini* DC. и *Rhodiola quadrifida* (Pall.) Fisch. et Mey., которые обычны в горных хребтах Якутии и Забайкалья, в Саянах и на Алтае. На Урале они встречаются изолированно вплоть до северной его оконечности (рис. 1). *Rhodiola quadrifida*, *Nardosmia gmelini*, *Carex sabynensis* встречаются, кроме того, на пологих увалах (мусюрах) на крайнем северо-востоке Большеземельской тундры. В отличие от первых двух видов, растущих единично, *C. sabynensis* выступает как содоминант в ерниковых тундрах. В верховьях рр. Усы и Кары (вне горных массивов Полярного Урала) *C. sabynensis* — обычнейшее растение, западнее (окрестности Хальмер-ю) она встречается значительно реже, а в районе Воркуты постепенно исчезает (рис. 2).

Следует отметить, что эти виды отсутствуют на Пай-Хое, на Вайгаче и Новой Земле, а также в прилегающих районах Сибири (Ямал, Гыданский полуостров). Не исключено, что на Полярный Урал они проникли с юга Сибири через Казахскую горную страну, Мугоджары и Уральский хребет (Кречетович, 1952), или, может быть, по перегляциальной части Западно-Сибирской низменности.

Только на Полярном Урале встречаются *Sieversia glacialis* R. Br. и *Minuartia arctica* Aschers. et Grebn. — виды, обычные в арктических районах Сибири и Северной Америки и заходящие по горным хребтам Якутии далеко на юг. В отличие от вышеперечисленных видов они проникли на Полярный Урал непосредственно из арктических районов Сибири.

Сходный ареал имеет *Nardosmia gmelini*, отсутствие ее в Западно-Сибирской низменности, по-видимому, является вторичным (рис. 3); по своему распространению она сближается со следующей группой видов, встречающихся по всей арктической Сибири.

2. Большой интерес представляют виды, распространенные на Полярном Урале и в прилегающих тундрах и не имеющие разрыва ареала в Западно-Сибирской низменности. Это гипоарктические виды, широко распространенные по всей Сибири: *Tofieldia coccinea* Richt. (рис. 4), *Pedicularis labradorica* Wirsing., *Castilleja* ser. *Rubrae*.

Tofieldia coccinea на Полярном Урале и пологих мусюрах встречается в пятнистых дриадовых тундрах. Она растет на пятнах открытого грунта или у края дернины вместе с другими «сибиряками» *Nardosmia gmelini*, *Rhodiola quadrifida* и *Juncus triglumis* L. *Pedicularis labradorica* обычна в ивняково-ерниковых тундрах Хальмер-ю

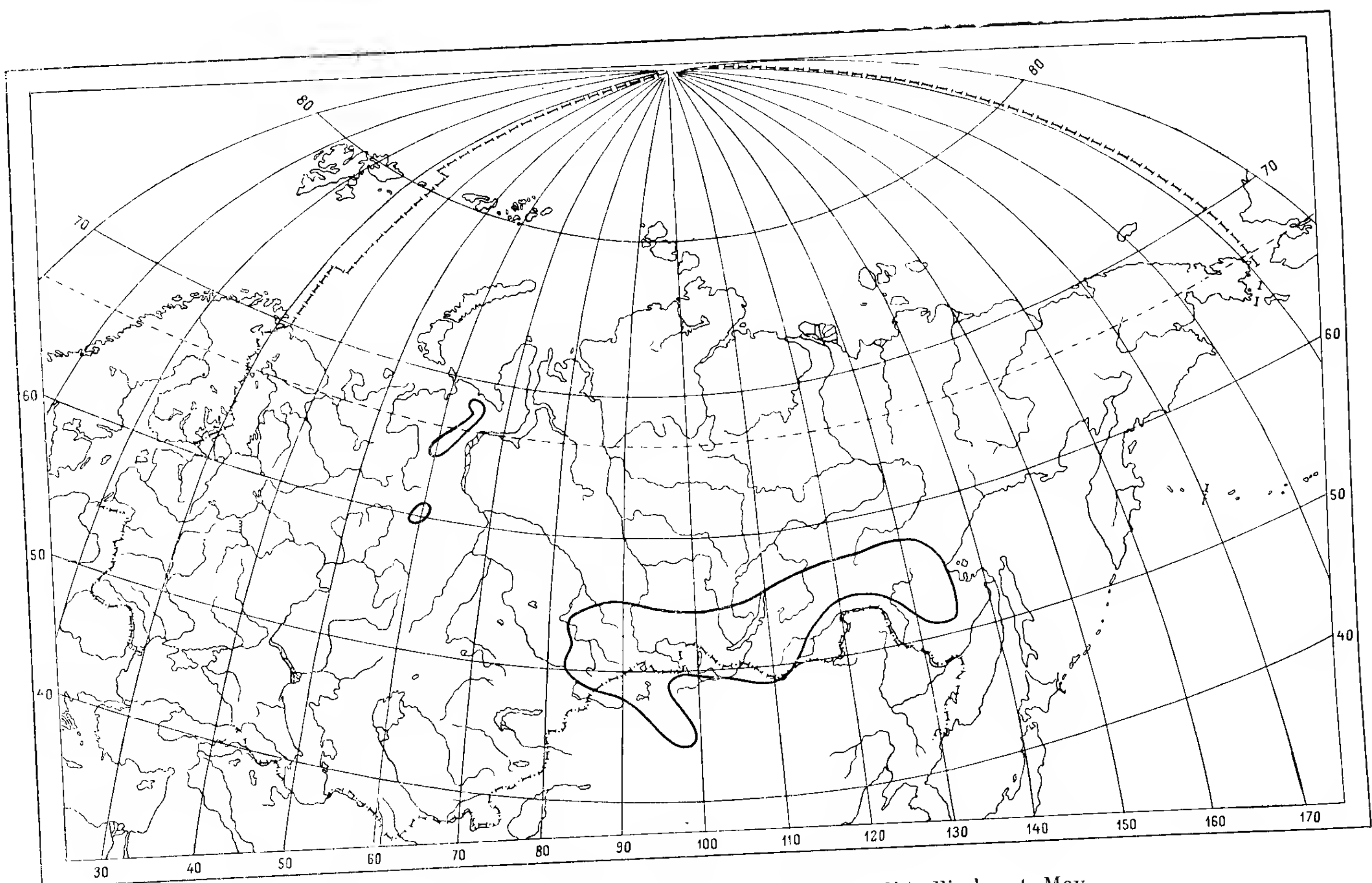


Рис. 1. Распространение *Rhodiola quadrifida* (Pall.) Fisch. et Mey.

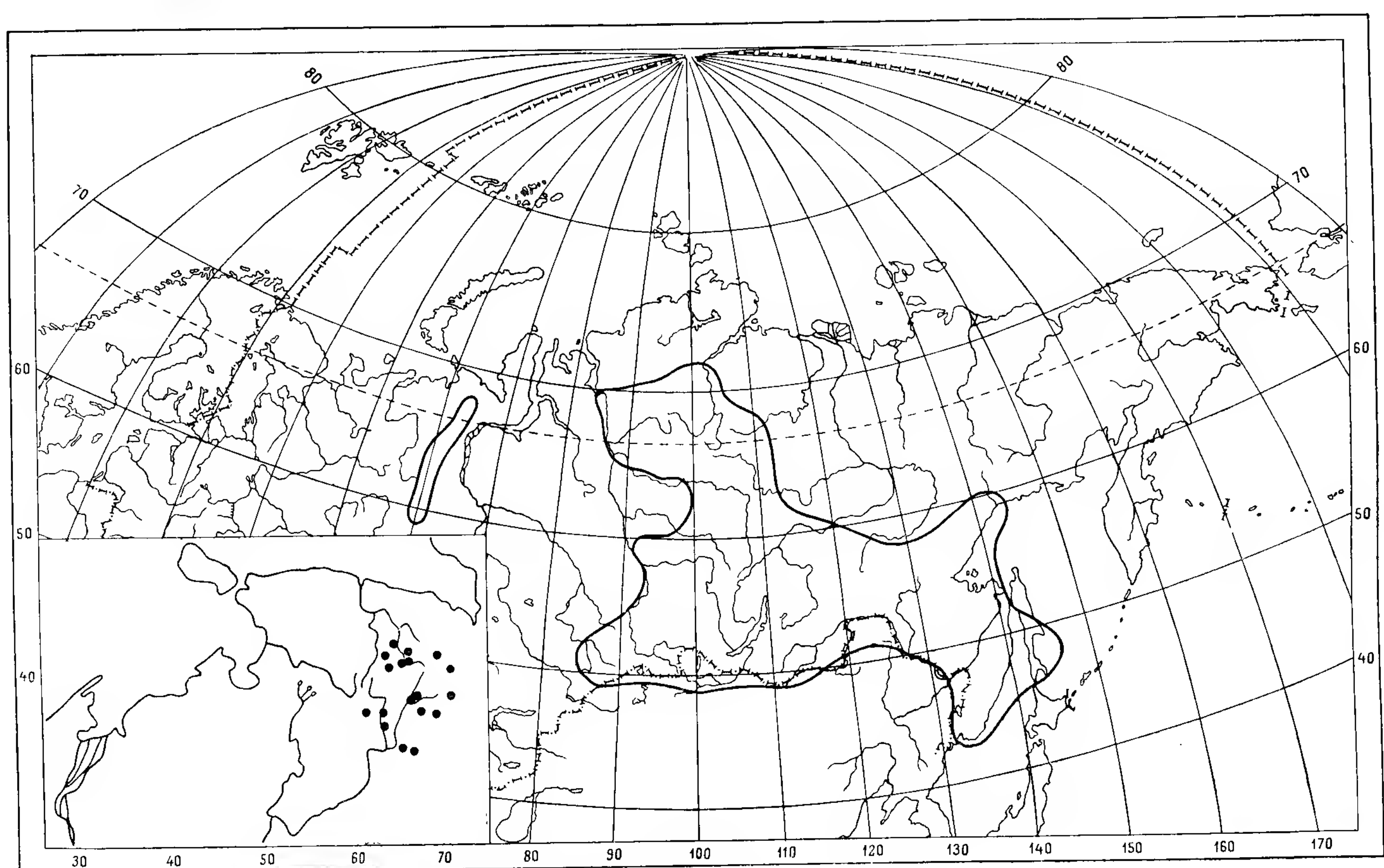


Рис. 2. Распространение *Carex sabynensis* Less.

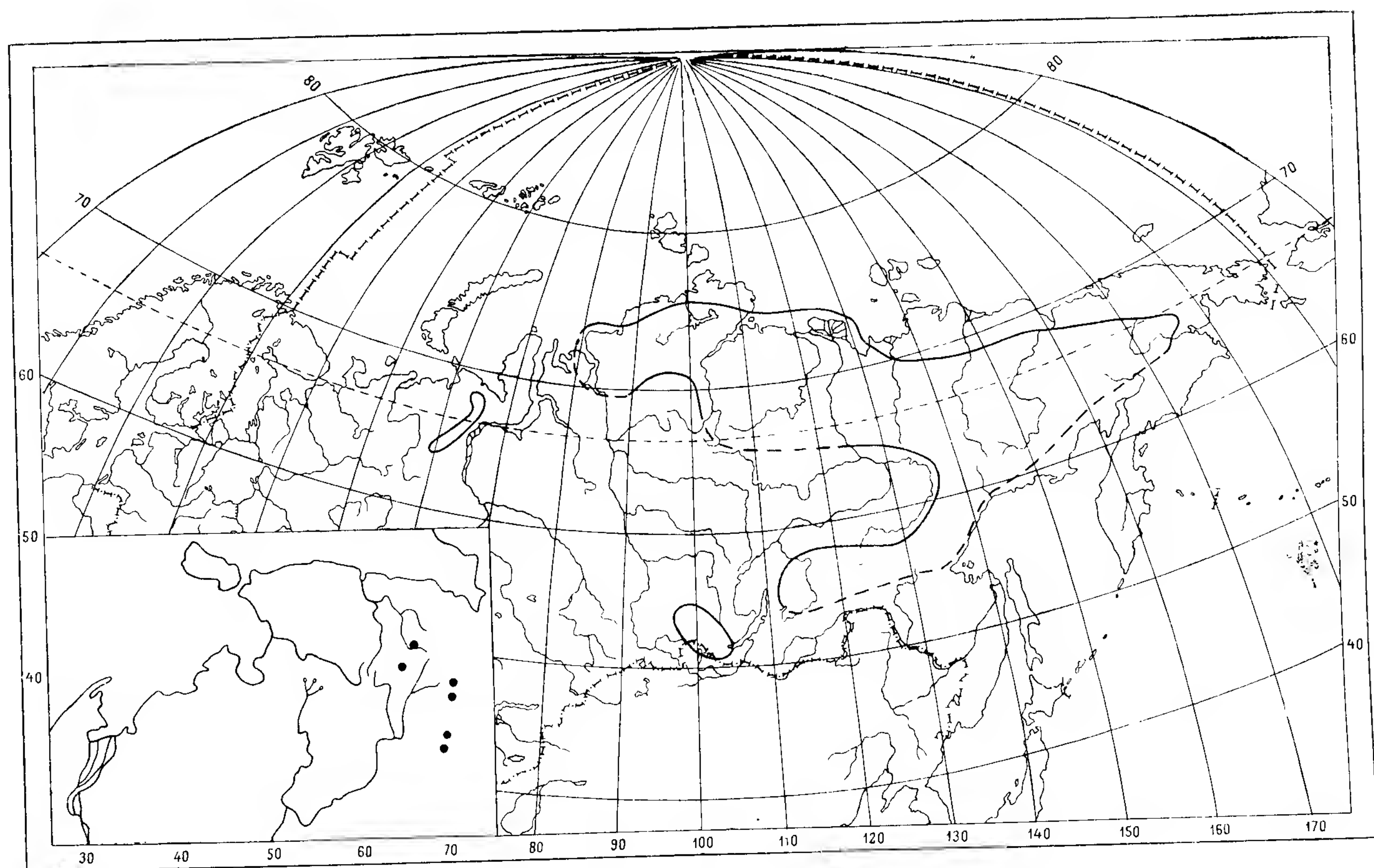


Рис. 3. Распространение *Nardosmia gmelini* DC.

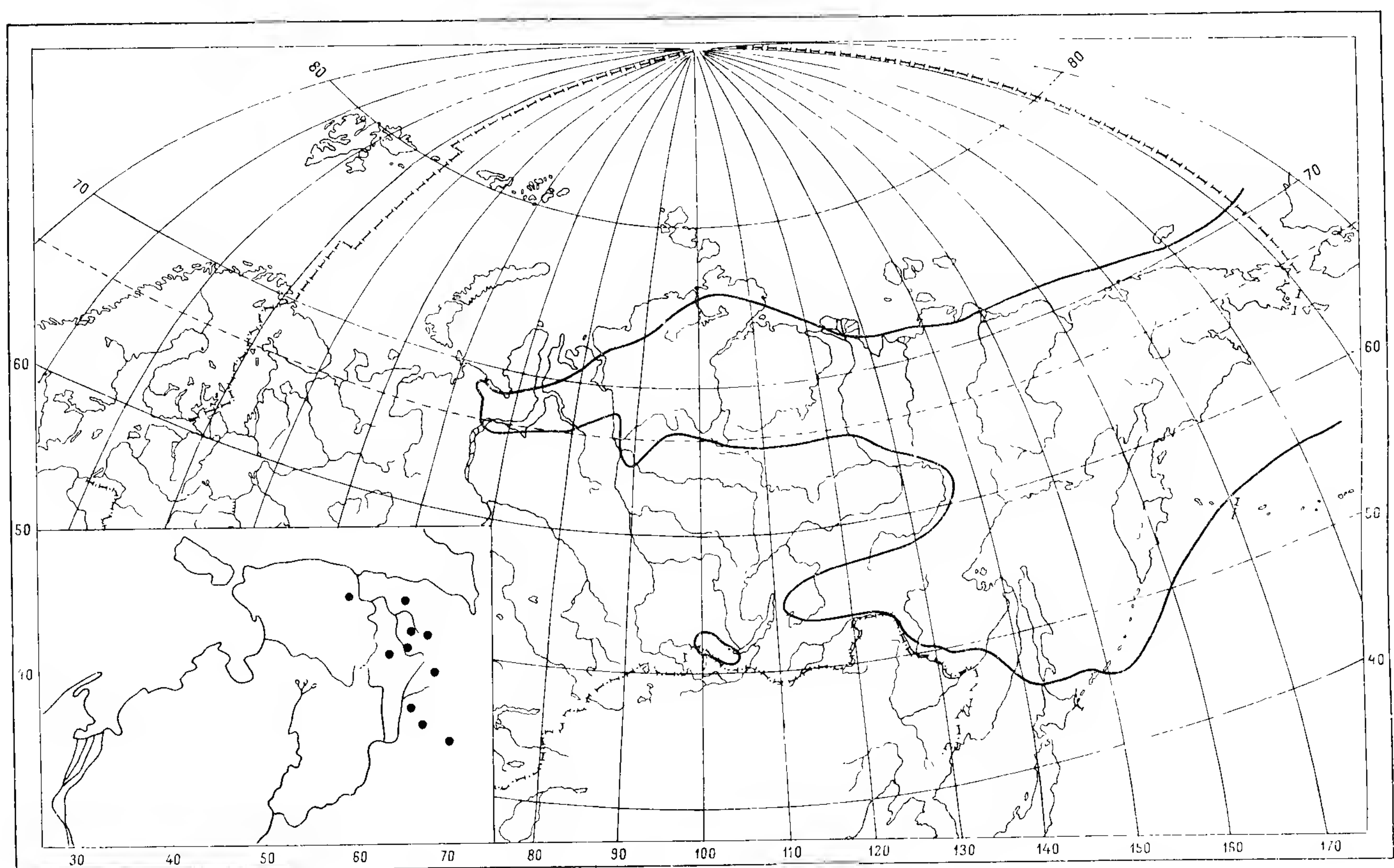


Рис. 4. Распространение *Tofieldia coccinea* Rich.

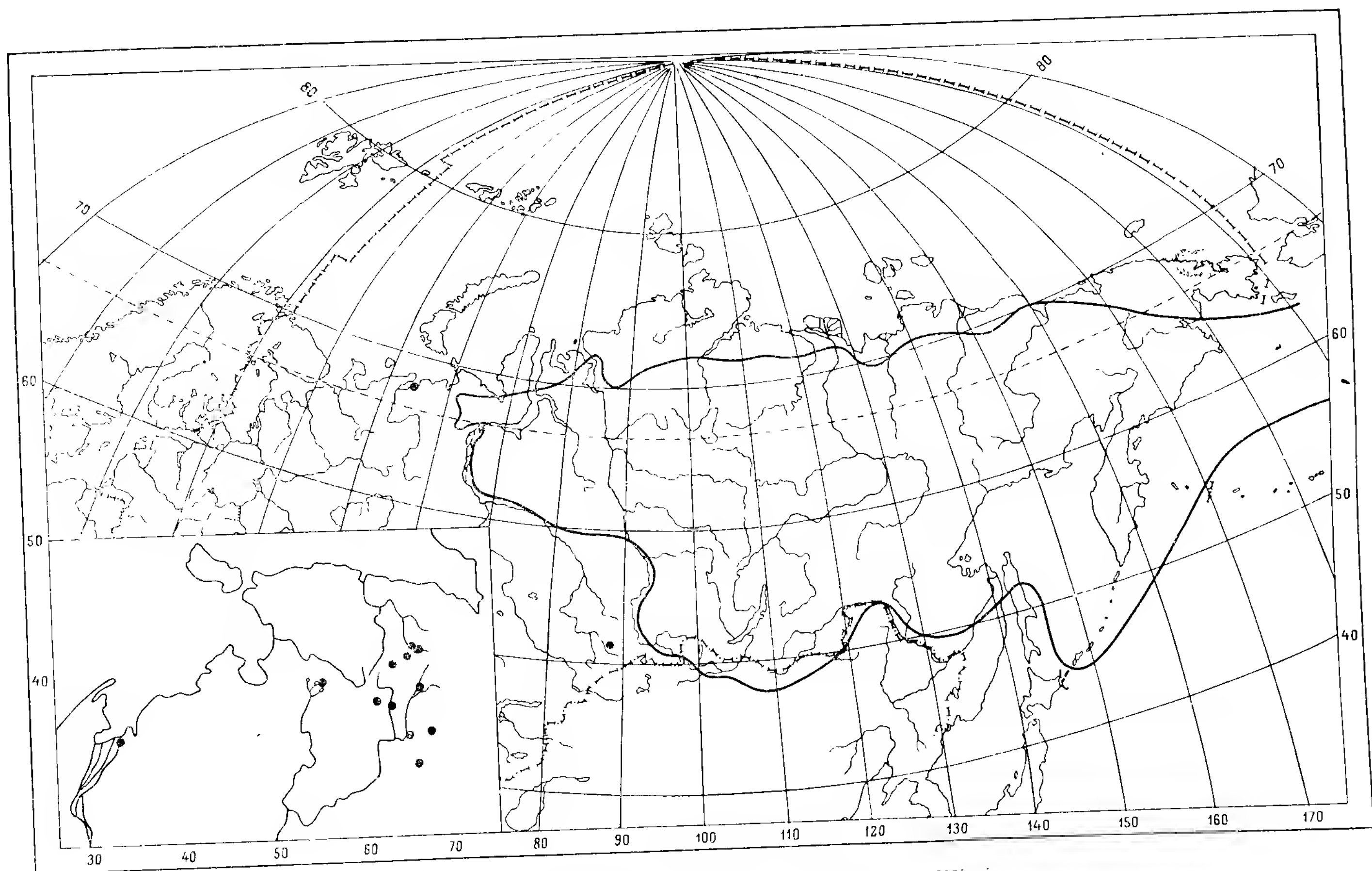


Рис. 5. Распространение *Pedicularis labradorica* Wirsing.

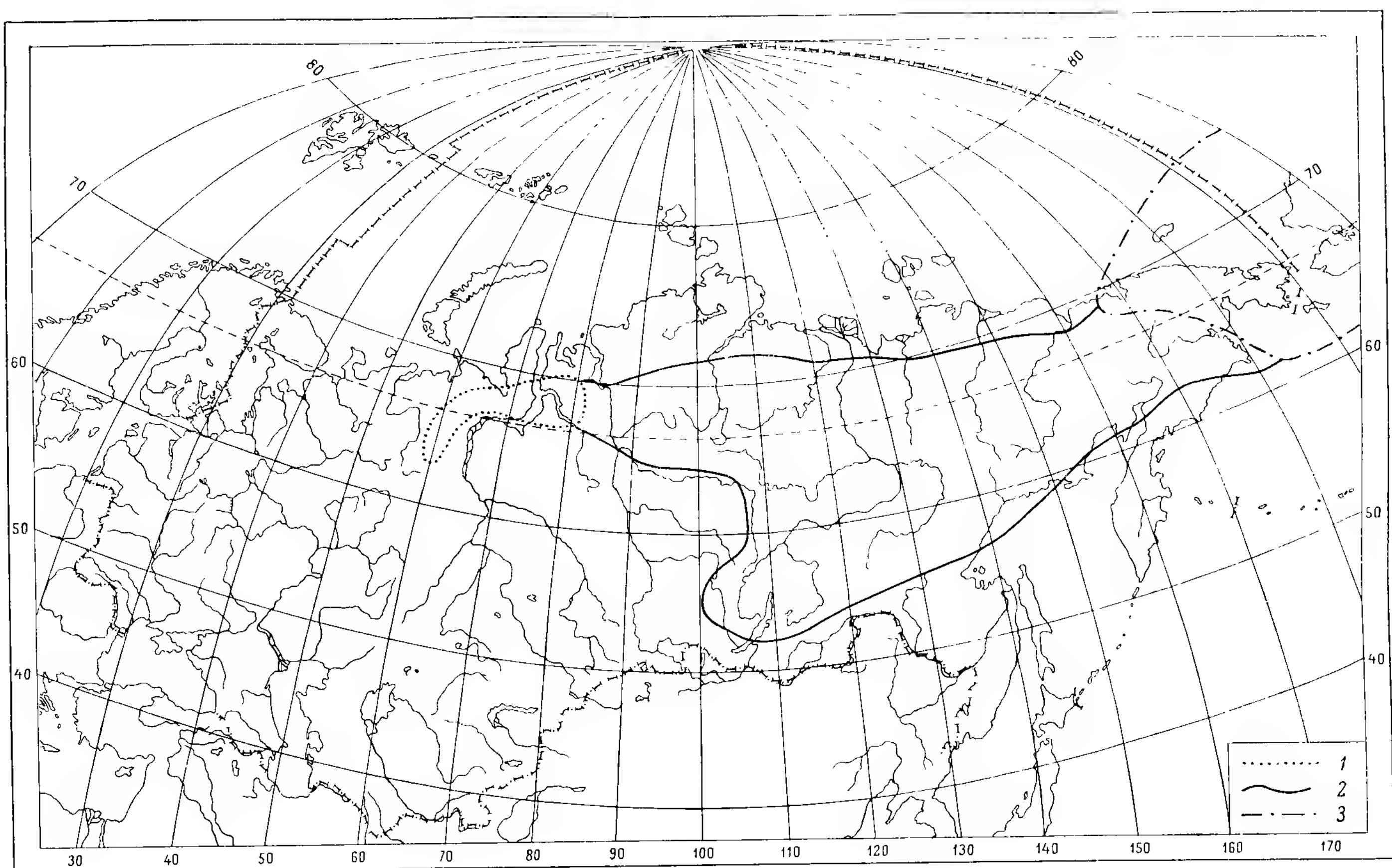


Рис. 6. Распространение *Castilleja* ser. *Rubrae*.

1 — *C. arctica* Kryl. et Serg.; *2* — *C. rubra* Drob.; *3* — *C. elegans* Ostenf.

и Воркуты, доходит до Вашуткиных озер и затем отмечена в низовьях Печоры (р. Юшина) (рис. 5). Весьма вероятно, что *P. labradorica* была распространена на запад до Печоры, однако колебания границ лесной растительности привели к уничтожению этого вида на западе Большеземельской тундры.

Такой же характер распространения, как *Tofieldia coccinea*, *Pedicularis labradorica* и др., имеют виды *Castilleja* ser. *Rubrae*. В Евразии этот ряд представлен 3 видами, из которых один вид, *C. rubra* Drob., широко распространен в таежной зоне Восточной Сибири, два других *C. elegans* Ostenf. и *C. arctica* Kryl. et Serg. встречаются один в тундрах Чукотского полуострова, другой на Полярном Урале и в Гыданской тундре. *C. arctica* по западным склонам Полярного Урала спускается в равнинные части Большеземельской тундры, она найдена в долинах рр. Воркуты и Усы на значительном расстоянии от гор.

Обращает на себя внимание, что растения Гыданской тундры, несмотря на большую территориальную близость, резче отличаются от типичной *C. rubra*, чем полярноуральские растения. Последние сближаются с *C. rubra* из низовьев Енисея. По-видимому, распространившись до Полярного Урала, *C. rubra* в эпоху оледенений и морских трансгрессий оказалась отрезанной от основной части ареала. После отступания моря *C. rubra* проникла в тундры Гыданского полуострова, где образовала новую расу (рис. 6).

Рис. 7. Распространение *Senecio atripurpureus* Ldb.

Рис. 8. Распространение *Senecio resedifolius* Less.

К этой же группе относится ряд арктических видов — гольцово-арктические *Senecio*, *Minuartia macrocarpa* (Pursh) Ostenf., аркто-альпиец *Lloydia serotina* (L.) Rchb., которые, как правило, встречаются не только на Полярном Урале, но и на Пай-Хое, Вайгаче, Новой Земле.[1] На востоке Большеземельской тундры *Senecio atripurpureus* Ldb. часто встречается в ерниковых моховых тундрах, заходя на запад за Воркуту и Сивую Маску (рис. 7). *Senecio resedifolius* Less. более редок и не столь далеко отходит от Полярного Урала (рис. 8), *Minuartia macrocarpa* найдена в районе Воркуты (рис. 9), *Lloydia serotina* в районе слияния Большой и Малой Усы.

Отсутствие таких видов, как *Senecio atripurpureus*, *Pedicularis labradorica*, *Castilleja arctica* в западных частях европейской Арктики, не может быть объяснено современными физико-географическими и биоценотическими условиями; их нормальное развитие, хорошее плодоношение и возобновление показывают, что нынешняя граница — не предел для расселения этих видов.

3. Небольшую группу образуют виды, *обычные на Полярном Урале и в прилегающих тундрах и изолированно встречающиеся в более западных районах Европейской Арктики*. Так, *Parrya nudicaulis* Rgl. найдена на п-ве Канине у мыса Канин Нос. *Lagotis minor* (Willd.) Standl. — на хребте Вангурей и на северном Канине (рис. 10), *Artemisia borealis* Pall., *Salix arctica* Pall., *Carex redowskiana* C. A. M. доходят до Фенноскандии. Местонахождения этих видов, как правило, связаны с горными массивами. Такой характер распространения позволяет предположить, что в данном случае произошло разрушение некогда цельного ареала. Это могло быть или в ледниковый период, когда отдельные вершины оказались выше уровня ледников, или, что более вероятно, когда леса проникли далеко на север и вытеснили арктическую флору на более равнинных пространствах. В настоящее время некоторые из «сибиряков», сохранившихся на Европейском Севере, дали новые расы, слабо отчлененные от своих сибирских сородичей. Примером могут служить сибирская *Carex redowskiana*, которая изолированно встречается вплоть до Скандинавии, и ее ближайший сородич *C. parallela* Laest., распространенная только на европейском Севере. Новую расу в европейских тундрах дала алтайская *Crepis multicaulis* Ldb. (Толмачев и Ребристая, 1961).

[1] Проникновению сибирских видов на Вайгач и Новую Землю была посвящена работа А. И. Толмачева (1930), который считает миграцию сибирских видов одним из путей становления флоры островов.

Рис. 9. Распространение *Minuartia macrocarpa* (Pursh) Ostenf.

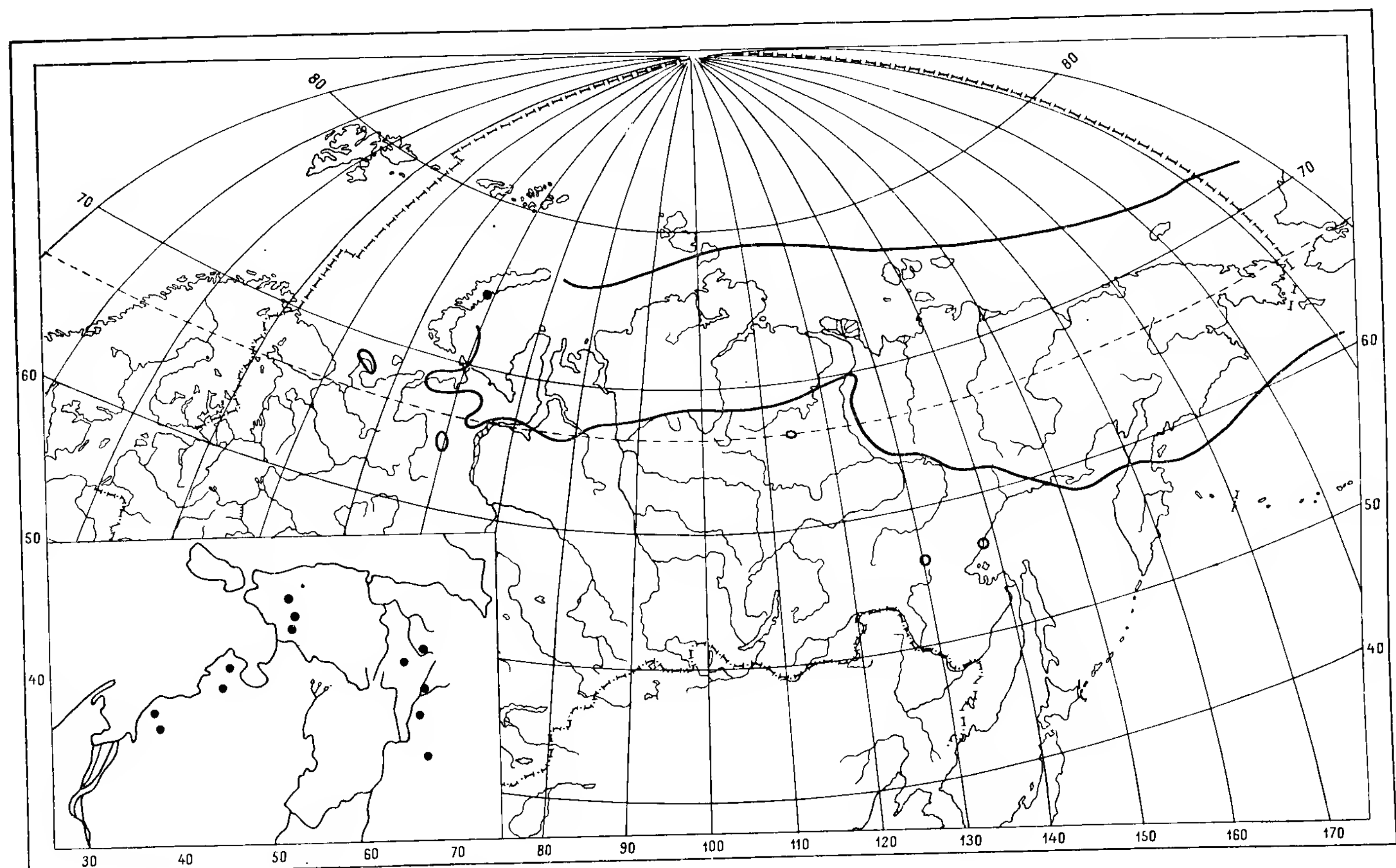


Рис. 10. Распространение *Lagotis minor* (Willd.) Standl.

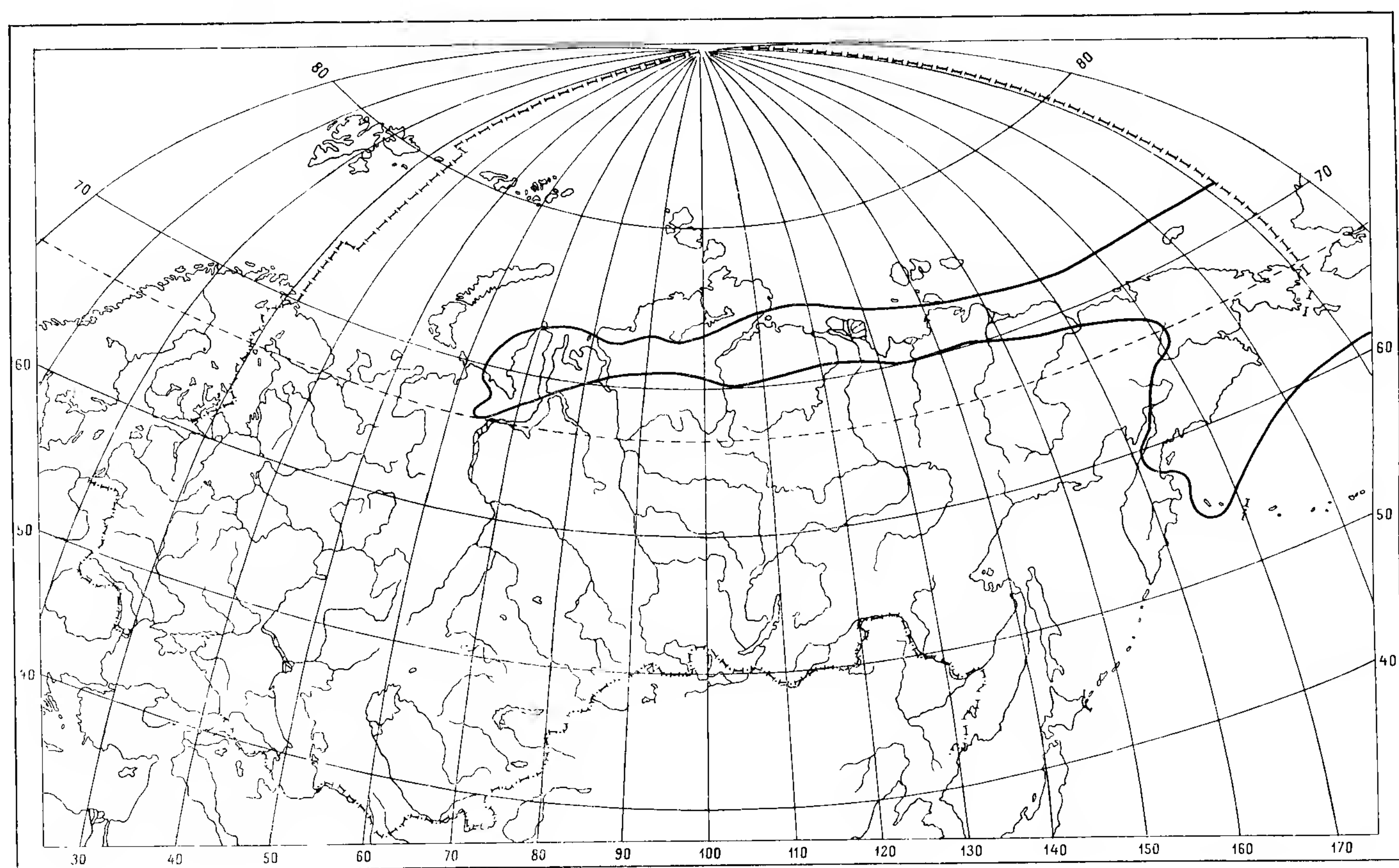


Рис. 11. Распространение *Luzula tundricola* Gorodk.

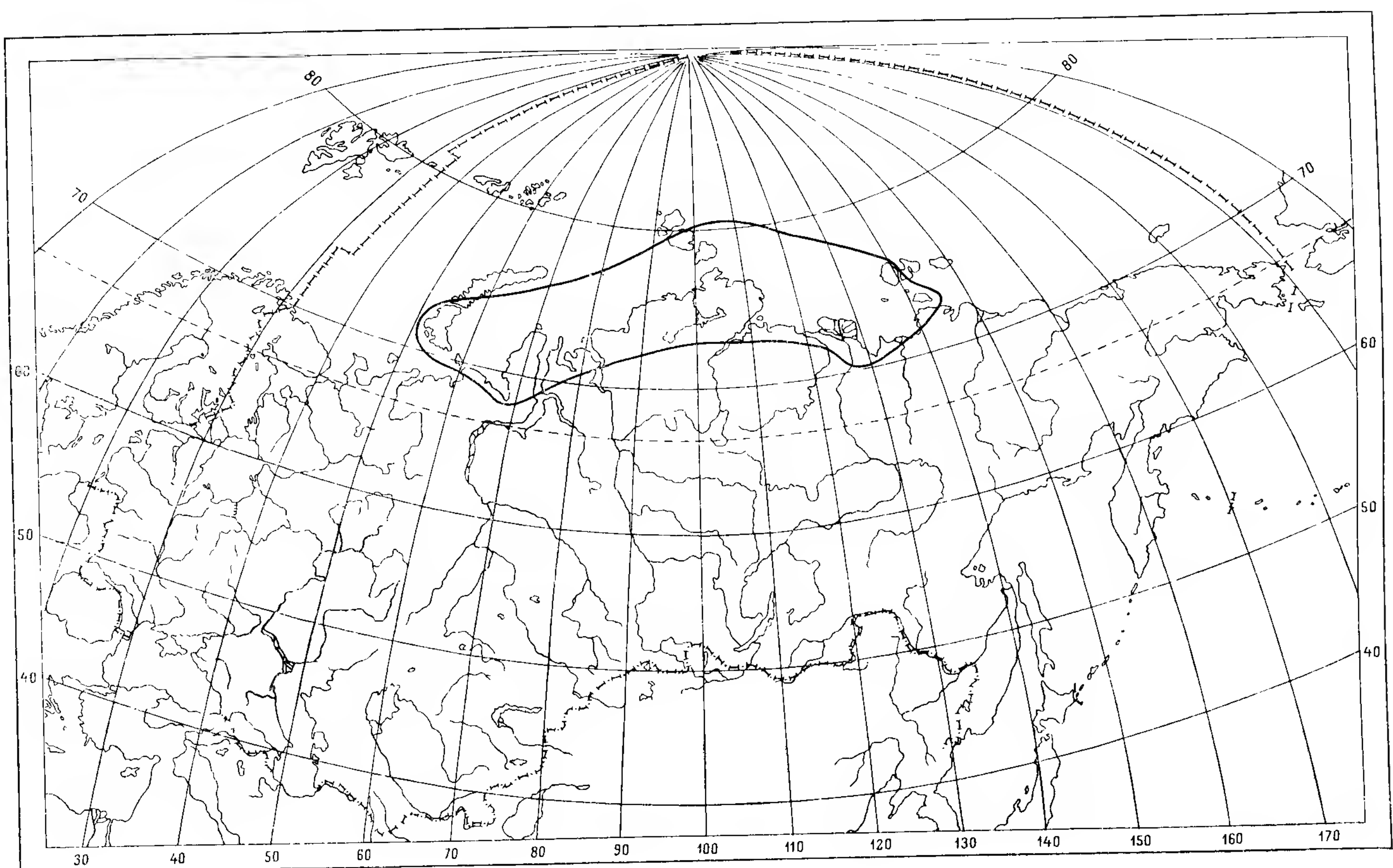


Рис. 12. Распространение *Androsace triflora* Adams.

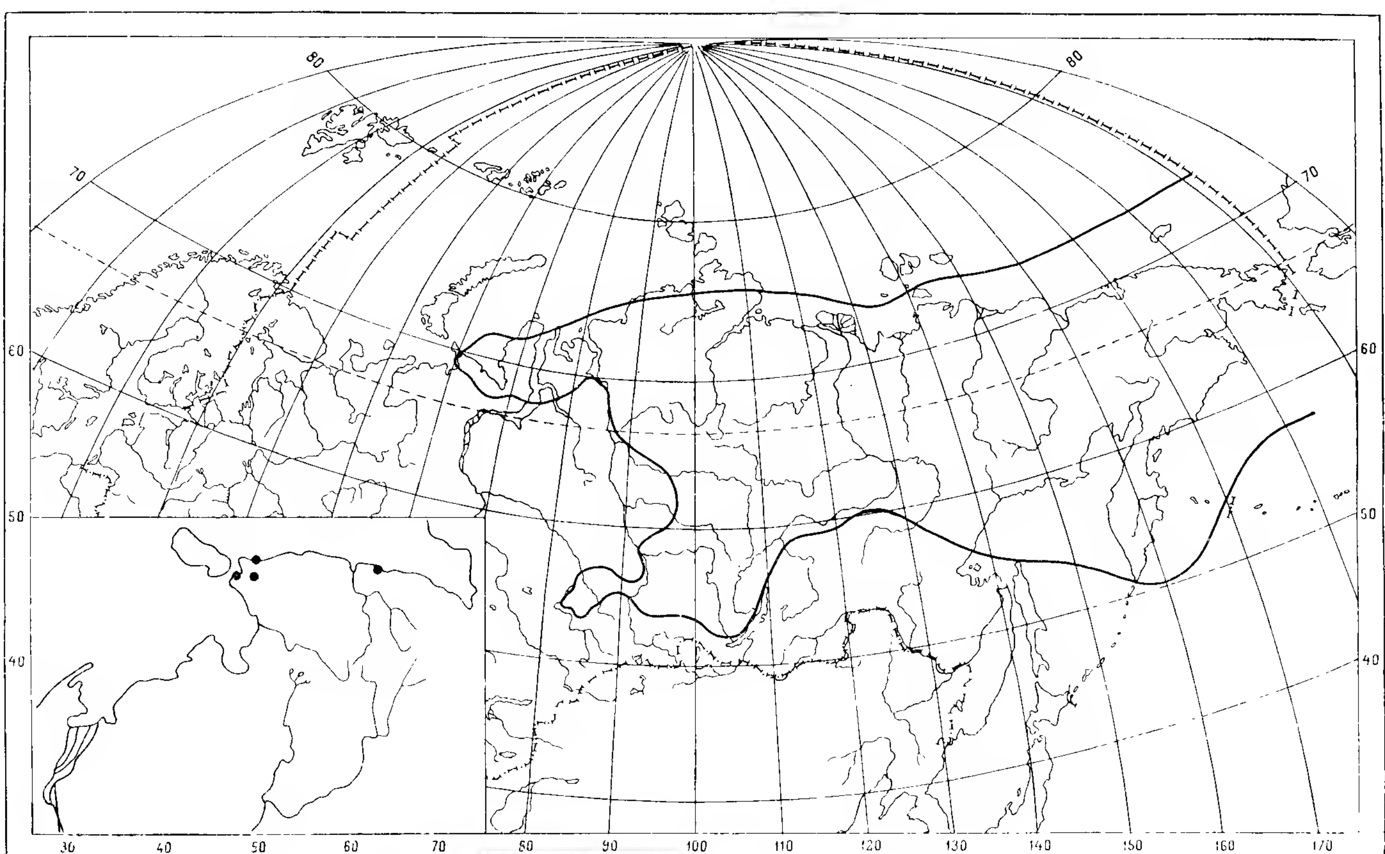


Рис. 13. Распространение *Cerastium maximum* L.

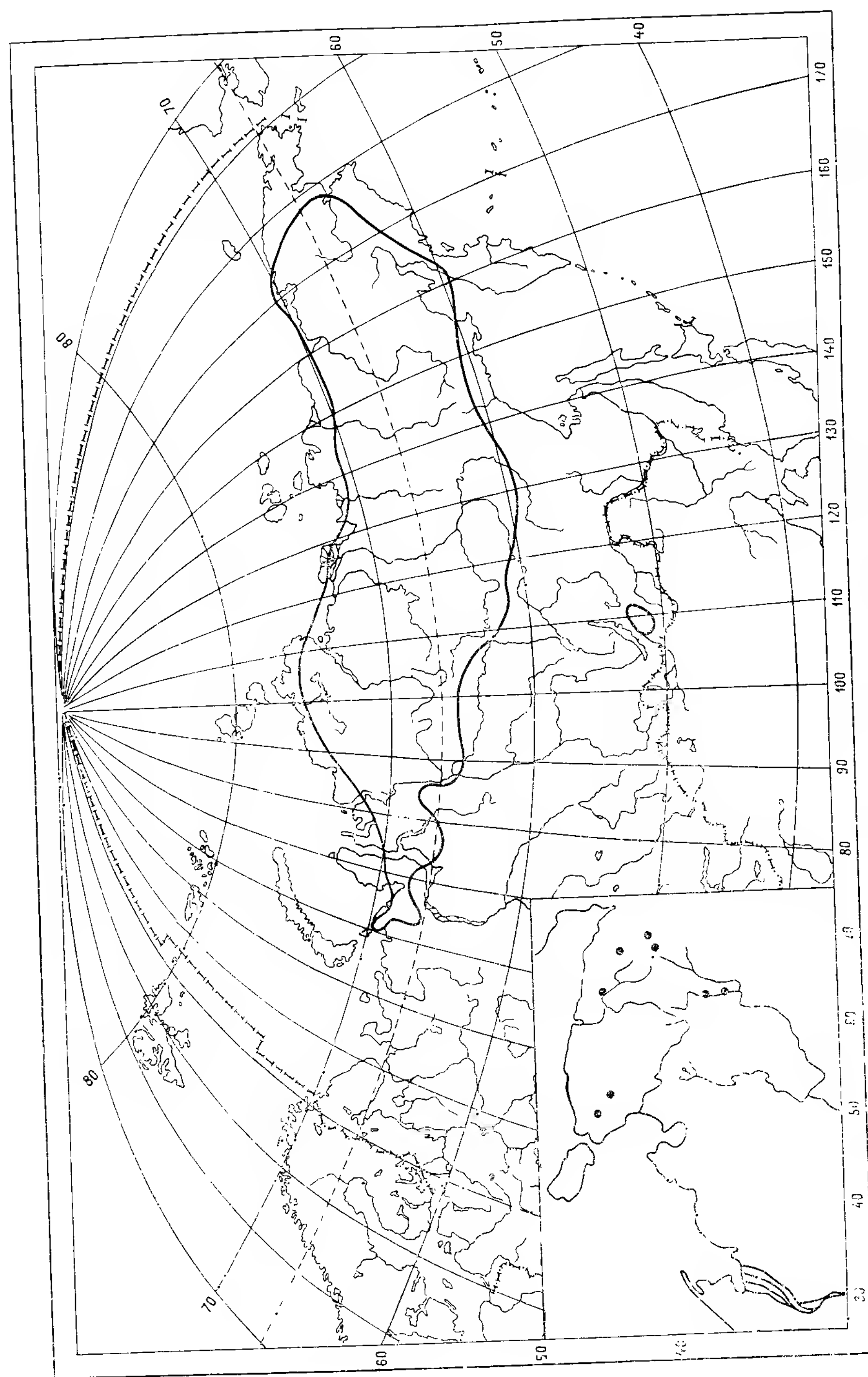


Рис. 14. Распространение *Potentilla stipularis* L.

4. Совершенно особое место занимают сибирские виды, не встречающиеся на Полярном Урале, но распространенные на Югорском полуострове и отчасти на островах Вайгаче и Новой Земле. Это эоарктические виды *Hierochloë pauciflora* R. Br., *Phippsia concinna* (Th. Fr.) Lindeb., *Lusula tundricola* Gorodk. (рис. 11), *Androsace triflora* Adams (рис. 12), характерные для арктической Сибири. Отсутствие их в Большеземельской тундре и на Полярном Урале, очевидно, связано с более поздним проникновением их из Сибири при безусловной приуроченности этих видов к арктическим условиям.

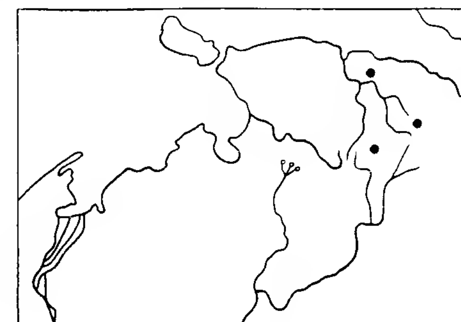


Рис. 15. Распространение *Delphinium cheilanthum* Fisch.

Сходный ареал имеют сибирские гипоарктические виды *Cerastium maximum* L., *Delphinium cheilanthum* Fisch., *Potentilla stipularis* L. *Cerastium maximum* найден на побережье Югорского шара, Пай-Хое и у берега Карского моря (рис. 13); *Delphinium cheilanthum* на Югорском полуострове и на северо-востоке Большеземельской тундры (Хальмер-ю) (рис. 15); *Potentilla stipularis* обычна на Югорском полуострове и по р. Воркуте (окрестности Воркуты и южнее) (рис. 14). Проникновение этих видов на европейский Север относится к наиболее поздней волне миграций и возможно, что дальнейшее их расселение к западу продолжается с различной скоростью и в настоящее время.

Литература

Кречетович В. А. (1952). Дизъюнкции аркто-альпийских осок в Евразиатской Арктике и причины их возникновения. В сб.: Ареал, 1. — Толмачев А. И. (1930). О происхождении флоры Вайгача и Новой Земли. Тр. Бот. муз. АН СССР, 22. — Толмачев А. И. и О. В. Ребристая. (1961). О географическом распространении *Crepis multicaulis* Ldb. и забытом виде *Crepis gmelini* (L.) Tausch. Бот. мат. гербария БИН АН СССР, 21.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академия наук СССР,
Ленинград.

(Получено 3 XI 1963)

УДК 632.4:582.4 :)

П. И. Минкевич

СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ СОСУДИСТОГО МИКОЗА ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД

Работами предшествующих авторов (Wollenweber u. Richter, 1931; Потлайчук, 1957) установлено, что возбудители сосудистого микоза древесных пород могут переходить с одной породы на другую; отмечена также изменчивость морфолого-культуральных признаков патогенных грибов при их росте на различных питательных средах (Потлайчук, 1957).

Нами изучена специализация и изменчивость морфолого-культуральных признаков одного из возбудителей сосудистого микоза дуба — *Ophiostoma roboris* C. Georgescu, J. Teodoru (Минкевич, 1962). При этом было установлено, что возможность заражения той или иной породы прямо связана с энергией роста колоний гриба на агаризированной водной вытяжке из живых веток соответствующей породы. К 1962 г. проведены наблюдения за изменчивостью культуральных признаков и изучена специализация других возбудителей сосудистого микоза дуба — *Ophiostoma valachicum* C. Georgescu, J. Teodoru et M. Badea, *Verticillium kubanicum* Sczerbin-Parfenenko, а также возбудителя сосудистого микоза ильмовых пород (голландской болезни) *Ophiostoma ulmi* Buism. и гриба *Cephalosporium* sp., изолированного с березы.

Помимо штаммов, изолированных с больных деревьев в Савальском лесничестве, изучался гриб из рода *Ophiostoma* (*Ophiostoma* sp.), выращенный с древесины дуба в 1952 г. Изучение его представляет интерес, так как дает возможность проследить изменения культуральных признаков после десятилетнего хранения на искусственных питательных средах.

При наблюдении за изменчивостью культуральных признаков этих грибов было уделено внимание изменению энергии роста колоний, окраски питательных сред и

ТАБЛИЦА 1

Изменение морфолого-культуральных признаков видов *Ophiostoma* — возбудителей сосудистого микоза при их росте на различных питательных средах

Вид гриба	Порода, из веток которой приготовлена питательная среда	Средний суточный прирост колоний за 10 дней (в мм по радиусу)	Окраска питательной среды колониями	Тип конидиальных спороношений на различных питательных средах	Примечание
O. valachicum.	Чистый агар-агар	0.8	—	*Rhinotrichum.*	Гриб изолирован с больного дуба в Савальском лесничестве.
	Дуб	0.9	—	»	
	Ильм	0.88	Бледно-терракотовый.	»	
	Сосна	0.85	Темно-померанцевый.	»	
	Ель	0.80	—	»	
	Клен полевой	0.70	—	»	
	Береза	0.70	Оранжевый.	»	
	Осина	0.66	—	»	
	Ольха	0.60	Бледновато-красновато-бурый.	»	
	Тополь	0.40	—	»	
Ophiostoma sp.	Чистый агар-агар	1.0	—	*Rhinotrichum.*	Гриб получен из лаборатории микологии ВИЗР'а. Изолирован с древесины дуба в 1952 г.
	Дуб	1.2	Оранжевый.	»	
	Ильм	1.15	Бледно-терракотовый.	»	
	Сосна	1.1	Темно-померанцевый.	»	Образование перитециев отмечено на всех питательных средах на 18-й день роста колоний.
	Ель		Бледно-рыжий.	»	
	Клен полевой	1.05	Золотисто-желтый.	»	
	Береза	0.80	То же.	»	
	Осина	0.75	—	»	
	Ольха	0.75	—	»	
	Тополь	0.40	—	»	
O. ulmi.	Чистый агар-агар	2.1	—	*Cephalosporium, Rhinotrichum, Hyalodendron.*	Гриб изолирован с больного ильма в Савальском лесничестве.
	Ильм	3.5	Желто-охряный.	*Cephalosporium, Rhinotrichum.*	Конидиеносцы *Hyalodendron* во всех случаях недоразвиты.
	Дуб	2.55	—	*Cephalosporium, Rhinotrichum.*	
	Сосна	2.5	Желто-охряный (в центре).	*Cephalosporium, Rhinotrichum.*	
	Клен полевой	2.25	Желтовато-бурый.	*Cephalosporium, Rhinotrichum.*	
	Береза	2.05	—	*Cephalosporium, Rhinotrichum, Hyalodendron* (редко).	Колонии неправильной формы.
	Ель	2.02	Бледно-терракотовый.	*Cephalosporium, Rhinotrichum, Hyalodendron* (редко).	
	Ольха	1.4	—	*Cephalosporium, Rhinotrichum.*	Колонии неправильной формы.

Вид гриба	Порода, из веток которой приготовлена питательная среда	Средний суточный прирост колоний за 10 дней (в мм по радиусу)	Окраска питательной среды колониями	Тип конидиальных спороношений на различных питательных средах	Примечание
O. ulmi.	Осина	1.1	—	*Cephalosporium, Rhinotrichum.*	Коремии *Graphium* появились на 21-й день роста колоний по краям чашек Петри.
	Тополь	0.5	—	*Cephalosporium, Rhinotrichum.*	
Verticillium kubanicum.	Чистый агар-агар	2.7	—	*Cephalosporium.*	Спороношения редкие, расположенные группами.
	Ильм	2.6	—	»	Преобладают мутовчато-разветвленные конидиеносцы.
	Дуб	2.55	—	»	
	Клен полевой	2.45	—	»	
	Осина	2.3	—	»	
	Ель	2.2	—	»	Преобладают единичные конидиеносцы.
	Тополь	2.15	—	»	Преобладают мутовчато-разветвленные конидиеносцы.
	Сосна	2.1	Бледно-терракотовый.	»	
	Ольха	1.8	—	»	
	Береза	1.6	—	»	
Cephalosporium с березы.	Ильм	2.45	—	*Cephalosporium.*	Преобладают единичные конидиеносцы.
	Дуб	2.3	Желтовато-рыжий.	»	
	Ольха	1.75	—	»	То же.
	Береза	1.6	Желто-охряный.	»	»

морфологических признаков изучаемых штаммов. Исследования проводились на вытяжках из веток древесных пород, приготовленных по методике, описанной в цитированной выше работе.

Данные, полученные в результате проведенных наблюдений, представлены в табл. 1.

Как видно из таблицы, для изучаемых штаммов из рода *Ophiostoma*, как **и для** *O. roboris*, характерен максимальный рост колоний на среде, приготовленной **из** веток той породы, из которой изолирован гриб. Наиболее близкими по культуральным признакам являются *O. valachicum* и *Ophiostoma* sp., для последнего показателен более быстрый рост колоний и более раннее образование перитециев (у *O. valachicum* перитеции при температуре 20° образуются на 37-й день). По отношению к чистому агар-агару вытяжки из веток дуба, ильма, сосны, ели стимулировали или не подавляли роста колоний *O. valachicum*. Энергия роста колоний *Ophiostoma* sp. увеличивалась от добавления к агару вытяжек тех же пород плюс клена остролистного. Характерно также, что обоими штаммами окрашивались одни и те же среды (за исключением вытяжки из веток дуба и ольхи), причем вытяжки из веток ильма и сосны — в одинаковые цвета. На всех испытанных средах оба штамма образовали несовершенную стадию типа *Rhinotrichum*.

Рост колоний гриба *O. ulmi* также зависит от состава среды. Добавление к агар-агару вытяжки из веток ильма, дуба, сосны и клена стимулирует рост колоний, березы и ели — незначительно подавляет, а ольхи, осины и тополя — сильно замедляет его. На всех средах отмечено образование спороношений типа *Cephalosporium* и *Rhinotrichum*, на чистом агар-агаре, отваре веток березы и ели, кроме того, появлялись конидиеносцы *Hyalodendron*. В массе других спороношений они встречались редко и были недоразвиты. Почти везде колонии были неровные, с волнистыми краями, а на отваре березы и ольхи — неправильной формы, в виде распушенных кусков ваты. Интересно также отметить и то, что коремии *Graphium ulmi* Schw. на всех средах появились только на 21-й день роста колоний и находились или по краям чашек Петри, или же в большом обилии в местах контакта колоний с плесневыми грибами, загрязняющими края чашек.

ТАБЛИЦА 2

Результаты инокуляции древесных пород возбудителями сосудистого микоза

Вид гриба	Заражаемая порода	Дата инокуляции	Дата реизоляции	Результат заражения	Изменение окраски пораженных участков заболони	Протяжение окрашенной зоны (в мм) к вершине побега	Протяжение окрашенной зоны (в мм) к основанию побега	Примечание
Ophiostoma valachicum.	Дуб . . .	14 V	16 VI	—	Бурые полосы от места заражения.	45	30	Гриб изолирован из больного дуба в Савальском лесничестве. При реизоляции наблюдается рост «бактериевидных» колоний, по поверхности которых образуется мицелий со спороношением *Rhinotrichum.*
	Ильм . . .	»	»	—		13	12	
	Клен полевой . . .	»	»	—	Побурение с зелеными полосами.	4	4	
	Береза . .	»	»	+	Побурение.	8	8	
	Осина . .	»	»	—	»	3	3	
	Ольха . .	»	»	+	»	5	4	
	Тополь . .	»	»	—	Побурение по краям раны.	—	—	
	Клен татарский	»	»	+	Темно-зеленая окраска.	2	3	
	Ясень . .	»	»	—	—	—	—	
	Липа . . .	»	»	+	Коричневые полосы.	4	4	
	Яблоня . .	»	»	+	Побурение по краям ран.	—	—	
	Сосна . . .	»	»	—	—	—	—	
O. ulmi.	Ильм . . .	12 V	17 VI	—	Побурение.	22	18	Гриб изолирован из вяза, пораженного голландской болезнью в Савальском лесничестве.
	Дуб . . .	»	»	—	»	15	15	
	Клен полевой . . .	»	»	+	Побурение с темно-зелеными полосами.	10	10	
	Береза . .	»	»	+	Побурение.	8	10	
	Ольха . .	»	»	+	Слабое побурение.	3	4	
	Осина . .	»	»	+	То же, около ран.	—	—	
	Клен татарский . .	»	»	—	Темно-зеленая окраска.	4	4	
	Липа . . .	»	»	+	Побурение.	5	6	
	Сосна . . .	»	»	—	Не окрашено.	—	—	
Verticillium kubanicum.	Ильм . . .	11 V	16 VI	+	Побурение с темными полосами.	7	13	Гриб изолирован с больного дуба в Савальском лесничестве.
	Дуб . . .	»	»	+	Побурение.	28	13	
	Клен полевой . . .	»	»	+	Побурение с зелеными полосами.	12	16	
	Осина . .	»	»	+	Побурение по краям раны.	—	—	
	Тополь . .	»	»	+	Слабое побурение.	11	6	
	Ольха . .	»	»	+	Пожелтение.	3	3	
	Береза . .	»	»	+	»	7	7	
	Ясень . .	»	»	—	—	—	—	
	Клен татарский . .	»	»	+	Темно-зеленая окраска.	8	6	

Вид гриба	Заражаемая порода	Дата инокуляции	Дата реизоляции	Результат заражения	Изменение окраски пораженных участков заболони	Протяжение окрашенной зоны (в мм) к вершине побега	Протяжение окрашенной зоны (в мм) к основанию побега	Примечание
Verticillium kubanicum.	Яблоня . .	11 V	16 VI	+	Темно-зеленая окраска у мест заражения.	—	—	
	Липа . . .	»	»	+	Коричневые полосы.	9	16	
	Сосна . . .	»	»	—	Не окрашено.	—	—	
Cephalosporium sp.	Ильм . . .	9 V	17 VI	+	Побурение полосами.	27	15	Гриб изолирован с березы у мест поселения березового заболотника Scolytus ratzeburgi Jans.
	Дуб . . .	»	»	+	Побурение.	22	12	
	Ольха . .	»	»	+	Не окрашено.	4	3	
	Береза . .	»	»	—	Слабое побурение.	15	19	
	Клен татарский . .	»	»	+	Темно-зеленая окраска.	13	11	
	Сосна . . .	»	»	+	Не окрашено.	—	—	

Следует указать на большое сходство культуральных признаков *Verticillium kubanicum* и *Cephalosporium* sp., изолированного с березы. В отличие от предыдущих штаммов оба гриба имеют большую энергию роста на агаризированной вытяжке из веток ильма, а не той породы, на которой они развивались. На вытяжке из веток березы средний прирост колоний по радиусу у обоих видов был минимальный. Кроме того, максимальный рост *V. kubanicum* отмечен на чистом агар-агаре, при этом мицелий был очень редкий с небольшим количеством конидиеносцев, разбросанных группами по колонии. Для гриба *Cephalosporium* sp., как и для *V. kubanicum*, свойственно образование «бактериевидных» колоний и наличие мутовчато разветвленных конидиеносцев. Споры у этого гриба по форме сходны со спорами *V. kubanicum*, размеры их в среднем $7-8\times3$ μ (у *V. kubanicum* $6-9\times3-4$ μ).

Изучение специализации штаммов, культуральные признаки которых описаны выше, осуществлялось летом 1962 г. Заражение веток древесных пород проводилось суспензией спор, вводимых в механические повреждения (прямоугольный вырез 1 см$\times$0.2 см), проделанные стерильным инструментом. Участки для опытов выбирались вдали от имевшихся очагов сосудистого заболевания. Результаты наблюдений фиксировались по той же методике, что и при изучении специализации *O. roboris* (Минкевич, 1962).

Данные по изучению специализации возбудителей сосудистого микоза древесных пород приведены в табл. 2.

Результаты опытов, приведенные в таблице, позволяют сделать вывод о том, что большинство заражаемых пород являются восприимчивыми к заражению их возбудителями сосудистого микоза. Абсолютно устойчив к заражению грибами, изолированными с дуба, *O. valachicum* и *V. kubanicum* ясень, сосна устойчива к *O. valachicum*. Из остальных пород наименее восприимчивыми оказались ольха и осина. Как и для *O. roboris*, интенсивность заражения древесных пород зависит от энергии роста колоний гриба на агаризированных водных вытяжках из древесины их ветвей. Другие признаки со специализацией штаммов не связаны. Следует указать, что *Cephalosporium* sp., изолированный с березы, обладает большей патогенностью по отношению к ильму и дубу, чем к своему хозяину.

Как *V. kubanicum*, так и *Cephalosporium* sp., взятые с березы, помимо общих культуральных признаков, обладают и одинаковой патогенностью по отношению к заражаемым породам (за исключением ильма, к которому *Cephalosporium* sp. более вирулентен). Результаты, полученные при изучении морфолого-культуральных признаков и специализации этих штаммов, позволяют отнести их к двум формам одного и того же вида. Эти данные согласуются с заключением М. К. Хохрякова (1960), что морфолого-культуральные признаки находятся в зависимости от биологических свойств грибов, в частности от степени их паразитизма.

Новая форма гриба *Verticillium kubanicum*, обнаруженная на березе, характеризуется следующими признаками: конидиеносцы одиночные и мутовчато-разветвленные, ветви разветвленных конидиеносцев отходят под острым углом в виде двойной, тройной вилки, заостряющиеся на концах, длиной 18—30 μ, толщиной 3—2.5 μ.

Конидии собраны в слизистые капли на концах конидиеносцев. Споры одноклеточные, бесцветные, в массе слабо окрашенные, продолговато-эллипсоидальные, иногда неравнобокие, размером 7—8×3 μ. На испытанных средах преобладают одиночные конидиеносцы.

Последний признак не является постоянным и меняется в зависимости от субстрата, как у штамма, изолированного с березы, так и у гриба, паразитирующего на дубе. Для обоих штаммов характерно наличие «бактериевидных» колоний. Этот гриб был изолирован нами с поверхности березового лубоеда (Scolytus ratzeburgi) и около маточных ходов жука из луба живых деревьев. Это указывает на возможную связь между грибом и насекомым и требует дальнейших исследований. Кроме того, из старых ходов лубоеда изолирован штамм, образующий спороношение типа *Rhinotrichum*, морфологически сходный с *Rhinotrichum valachicum*. Изучение этого гриба не проводилось.

Следовательно, в результате проведенных работ по изучению специализации возбудителей сосудистого микоза дуба и других древесных пород установлено, что породы, применяемые при полезащитном лесоразведении в Савальском лесхозе, обладают различной восприимчивостью к заражению этими грибами. Все виды деревьев по этому признаку следует разделить на группы по отношению к каждому из возбудителей болезни: высоковосприимчивые, средневосприимчивые, слабовосприимчивые и устойчивые.

К высоковосприимчивым следует отнести древесные породы, у которых зона поражения заболони (побурение) достигает через 1 месяц после инокуляции более 10 мм протяжения, к средневосприимчивым — с зоной поражения 4—10 мм и слабовосприимчивым — до 3 мм. Устойчивыми следует считать те породы, у которых в древесине заболони и в лубе возбудители сосудистого микоза не развиваются. Оценка древесных пород по степени восприимчивости к возбудителям сосудистого микоза приведена в табл. 3.

ТАБЛИЦА 3

Оценка древесных пород по степени восприимчивости к возбудителям сосудистого микоза (высоковосприимчивые +++, средневосприимчивые ++, слабовосприимчивые +, устойчивые *у*, не заражался —)

Порода	Возбудители сосудистого микоза				
	Ophiostoma roboris[1]	*O. valachicum*	*Verticillium kubanicum*	*O. ulmi*	*Cephalosporium* с березы
Дуб	+++	+++	+++	+++	+++
Ильм	++	+++	+++	+++	+++
Клен полевой	—	++	+++	+++	—
Клен остролистный	++	—	—	—	—
Клен татарский	+++	+	++	++	+++
Береза	+++	++	++	++	+++
Осина	*у*	+	—	+	—
Ольха	+	++	+	—	+
Тополь	*у*	+	++	—	—
Ясень	*у*	*у*	*у*	—	—
Липа	*у*	++	+++	++	—
Яблоня лесная	++	+	+	—	—
Рябина	*у*	—	—	—	—
Черемуха	*у*	—	—	—	—
Ива	+	—	—	—	—
Боярышник	++	—	—	—	—
Сосна	+	*у*	+	+	—
Лиственница	*у*	—	—	—	—
Ель	+	—	—	—	—

Из данных табл. 3 видно, что такие породы, как дуб, ильм, клен и береза, являются высоковосприимчивыми к возбудителям сосудистого микоза, остальные породы — средне- и слабовосприимчивыми. Это следует учитывать при создании искусственных полезащитных насаждений и реконструкции древостоев, пораженных болезнью. Однако окончательное решение вопроса о разработке типа смешения пород в культурах, устойчивых к этому заболеванию, возможно после выяснения вопроса о распространении его возбудителей.

[1] Данные о заражении древесных и кустарниковых пород грибом *O. roboris* взяты из табл. 3 статьи автора «Специализация и культуральные признаки гриба *Ophiostoma roboris* C. Georgescu, J. Teodoru — возбудителя сосудистого микоза дуба», опубликованной в Ботаническом журнале том XLVII, № 4, стр. 563. Прочерк означает, что данная порода не заражалась данным видом гриба.

Выводы

1. Возбудители сосудистого заболевания дуба и других лиственных пород (ильмовые, береза) могут развиваться в древесине ряда древесных видов, которые обладают различной восприимчивостью к болезни. При росте колоний грибов на искусственных питательных средах, приготовленных из древесины этих пород, изменяются их морфолого-культуральные признаки. При этом наблюдается прямая зависимость между энергией роста колоний и патогенностью гриба.

2. Данные опытов по искусственному заражению подтверждаются наблюдениями в природе. Возбудители сосудистого микоза были обнаружены на березе и клене полевом. Изучение специализации и культуральных признаков патогенного гриба, изолированного с березы, позволило определить его как *V. kubanicum*. Этот штамм обладает большей патогенностью по отношению к ильму и дубу, чем к своему хозяину.

3. Для патогенных грибов рода *Ophiostoma* характерна максимальная энергия роста на агаризированной вытяжке из древесины веток той породы, с которой изолирован данный штамм. Этот признак можно использовать для определения источника инфекции при изоляции гриба с переносчика (насекомого).

4. Для предупреждения перехода паразитов на другие породы и локализации очагов при проникновении инфекции в древостои следует производить смешение устойчивых и слабовосприимчивых деревьев и кустарников с восприимчивыми ценными породами при создании культур и вводить устойчивые виды в имеющиеся чистые насаждения.

5. При длительном хранении (в течение 10 лет) штамма гриба рода *Ophiostoma* все культуральные признаки сохраняются (максимальная энергия роста на агаризированной вытяжке из древесины веток хозяина, окраска сред колониями гриба, зависимость энергии роста от породы, из которой приготовлена среда). Сравнивая культуральные признаки этого штамма с наиболее близким к нему штаммом *O. valachicum* можно отметить, что у него энергия роста на питательных средах выше, раньше начинается созревание перитециев, наблюдается некоторое изменение окраски сред. Можно считать, что эти отличия возникли в результате длительного сапрофитного развития гриба.

В заключение мы считаем своим долгом выразить благодарность старшему научному сотруднику ВИЗРа Валентине Ивановне Потлайчук и доктору с.-х. наук проф. Ивану Иосифовичу Журавлеву за консультации, любезно предоставленные автору в процессе выполнения данной работы.

Литература

Минкевич И. И. (1962). Специализация и культуральные признаки гриба *Ophiostoma roboris* C. Georgescu, J. Teodoru — возбудителя сосудистого микоза дуба. Бот. журн., 4. — Потлайчук В. И. (1957). К биологии возбудителя, вызывающего усыхание дуба. Тр. Всес. инст. защ. раст., 8 : 227—237. — Хохряков М. К. (1960). Применение экспериментальных методов в решении вопросов систематики грибов. Бюлл. научно-технич. информации Азербайджанск. н.-и. инст. защиты растений. — Wollenweber H. u. H. Richter. (1931). Infektionversuche mit *Graphium ulmi* an Ulmen und anderen Laubbäumen. Nachrichtenblatt für den deutschen Pflanzenschutdienst, 11 : 89.

Всесоюзный институт
защиты растений,
Ленинград.

(Получено 19 X 1963).

УДК 581.132

Н. А. Попова, Н. В. Бажанова и Д. И. Сапожников

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ СВЕТОВОГО ПРЕВРАЩЕНИЯ КСАНТОФИЛЛОВ В ИЗОЛИРОВАННЫХ ХЛОРОПЛАСТАХ

В ряде исследований было показано, что на свету в зеленом листе происходит взаимопревращение ксантофиллов, содержащих кислород в эпоксидных и гидроксильных группах (Сапожников, Красовская, Маевская, 1957; Blass и др., 1959; Сапожников, 1961). Кислород в этих группах имеет различное происхождение: гидроксильные группы синтезируются за счет молекулярного кислорода, а эпоксидные за счет кислорода воды (Dorough a. Calvin, 1951; Сапожников, Алхазов и др., 1961; Yamamoto и др., 1962). При освещении листьев увеличивается содержание той части ксантофиллов, которые содержат гидроксильные группы (лютеин или зеаксантин), и, соответственно, уменьшается содержание виолаксантина — ксантофилла, содержащего, помимо гидроксильных, также и эпоксидные группы. Разность процентного содержания лютеина и виолаксантина (Л В) в листьях увеличивается на свету и уменьшается в темноте.

Был получен ряд косвенных доказательств, свидетельствующих о том, что взаимопревращения ксантофиллов связаны с процессом фотосинтеза. Так, интенсивность света, при которой достигается максимальная величина разности процентного содержания ксантофиллов, соответствует интенсивности света, вызывающей насыщение реакции фотосинтеза (Сапожников, Красовская, Маевская, 1957). Световая реакция взаимопревращения ксантофиллов тормозится теми же концентрациями гидроксиламина, что и фотосинтез (Сапожников, Эйдельман и др., 1959). В виолаксантине, выделенном из зеленых растений, экспонированных на свету в присутствии H_2O_{18}, эпоксидная группа метится тяжелым изотопом (Сапожников, Алхазов и др., 1961).

Все вышеуказанные доказательства участия ксантофиллов в переносе кислорода в фотосинтезе были получены на одноклеточных водорослях или на неповрежденных листьях.

Для более полного понимания механизма реакций, совершающихся при фотохимическом выделении кислорода с участием ксантофиллов, большое значение имеет изучение их на внутриклеточных структурах — на изолированных хлоропластах.

В 1958 г. было показано, что у освещенных изолированных хлоропластов сохраняется кратковременная способность к осуществлению световой реакции взаимопревращения ксантофиллов (Сапожников и Бажанова, 1958). Следует отметить, однако, что о ходе этой реакции судили лишь по изменению разности процентного содержания отдельных ксантофиллов (сумма двух ксантофиллов была принята за 100%). Это не давало полного представления о происходящих процессах, так как разность процентного содержания могла увеличиваться под действием света как за счет взаимного превращения, так и за счет изменения одного из пигментов.

В связи с этим возникла необходимость в детальном изучении характера светового превращения каждого из ксантофиллов. Надо было выяснить изменения, происходящие не только в соотношении, но и в содержании ксантофиллов на свету.

Экспериментальная часть

О б ъ е к т ы. В качестве объектов для получения суспензии хлоропластов были выбраны растения трех видов: *Vicia faba*, *Taraxacum officinale* s. l. и *Tradescantia fluminensis*.

М е т о д и к а. Для выделения хлоропластов использовались листья 7—10-дневных проростков конских бобов, выращенных под люминесцентными лампами (интенсивность освещения 4 тыс. люкс); листья традесканции брались из оранжереи Ботанического института АН СССР, а листья одуванчика срывались с растений, растущих в парке Ботанического сада. В опыт мы брали, как правило, 5 г листьев.

Свежесорванные листья измельчались в ступке или в стеклянном гомогенизаторе. Хлоропласты приготовлялись в растворе 0.5 М сахарозы, к которому добавлялся раствор Кнопа с микроэлементами (Сапожников и Бажанова, 1958) или 0.01 М KCl (Spikes, 1952). В последнем случае для стабилизации активности хлоропластов среда готовилась на 15%-м метаноле. Гомогенат фильтровался через двойной слой полотна и центрифугировался в течение 3 мин. при 100 g для удаления неразрушенных клеток и крахмала. Осадок выбрасывался, а надосадочная жидкость центрифугировалась при 2000 g в течение 15 мин. Осадок после центрифугирования содержал в основном хлоропласты и лишь частично граны. Осадок хлоропластов ресуспендировался в растворе 0.05% KCl с метанолом или в растворе Кнопа с микроэлементами, соответственно с тем, в какой среде выделялись хлоропласты. Все процессы, связанные с получением хлоропластов, проводились в затемненном помещении. Часть опытов была проведена на хлоропластах, полученных при комнатной температуре, часть на «холодных» хлоропластах, выделенных из листьев при температуре 2—5°.

Освещались хлоропласты на световой установке, описанной в работе З. М. Эйдельман (Эйдельман и Попова, 1962). Интенсивность освещения равнялась 40—60 тыс. люкс. Время световой экспозиции 2—4—10 мин. Контролем служили неосвещенные хлоропласты.

Суспензия хлоропластов фиксировалась 4—5-кратным объемом смеси спирта 96° с ацетоном в отношении 1 : 3. Эта смесь производит коагуляцию и денатурацию белков и одновременно извлекает из хлоропластов пигменты. Затем пигменты количественно переводились в серный эфир. Разделялись пигменты методом бумажной хроматографии (Сапожников, Бронштейн-Попова и др., 1956). Повторность хроматографирования трехкратная. Расхождение между параллельными допускалось не выше 5%. Количественно определялись лютеин, виолаксантин и хлорофилл (а+б).

При работе с хлоропластами расчет содержания ксантофиллов на единицу веса затруднителен, поэтому мы рассчитывали количество отдельных ксантофиллов на единицу хлорофилла. Необходимым условием для этого должно быть постоянство концентрации хлорофилла в суспензии хлоропластов за время опыта. Специально поставленные контрольные опыты показали, что это условие соблюдается. Благодаря тому, что с одной и той же хроматограммы снимались и каротиноиды и хлорофилл мы могли вести расчет концентрации отдельных ксантофиллов на единицу хлорофилла (в мкг на мг), не определяя дополнительно его концентрацию в исходной вытяжке.

О соотношении пигментов лютеина и виолаксантина мы судили, как и раньше, по разности их процентного содержания, приняв их сумму за 100%.

Результаты

В первой серии опытов мы поставили перед собой задачу повторить опыты 1958 г., исследовав не только разность процентного содержания лютеина и виолаксантина, но и, как было указано выше, их концентрацию в расчете на единицу хлорофилла. Всего было поставлено 30 опытов. Данные этой серии опытов сведены в табл. 1 в зависимости от характера результатов. Результат опыта считался положительным, если разность процентного содержания Л/В у хлоропластов после световой экспозиции была выше разности процентного содержания у контрольных хлоропластов не менее, чем на 10%. Соответственно результат считался отрицательным, если разность процентного содержания Л/В у хлоропластов после световой экспозиции была ниже на 10%.

Из табл. 1 видно, что в 6 опытах нам удалось получить достоверное увеличение разности процентного содержания лютеина и виолаксантина на свету. Следует при этом подчеркнуть, что эти положительные результаты пока не удается связать ни с методическими особенностями выделения хлоропластов, ни с состоянием растений, из листьев которых в этих опытах получали хлоропласты. Анализ этих опытов с учетом концентрации ксантофиллов на единицу хлорофилла приведен в табл. 2. Из таблицы видно, что в четырех опытах на одуванчике увеличение разности процентного содержания является результатом уменьшения виолаксантина с одновременным увеличением лютеина, т. е. результатом тех же процессов, которые мы так неизменно наблюдаем на зеленых листьях.

ТАБЛИЦА 1

Распределение опытов по изменению величины разности процентного содержания лютеина и виолаксантина в хлоропластах под влиянием света

Объект	Число опытов			
	общее	положительных	отрицательных	без изменений
Vicia faba	7	2	0	5
Taraxacum officinale	13	4	0	9
Tradescantia fluminensis	10	0	2	8

Условия опытов: из листьев конских бобов хлоропласты выделялись в растворе 0.5 М сахарозы, 0.01 М KCl, 15% метанола; длительность освещения 10 мин. Из листьев одуванчика хлоропласты выделялись в растворе 0.5 М сахарозы с раствором Кнопа; длительность освещения 4 мин.

Что же происходит в тех случаях, когда разность процентного содержания в условиях опыта остается постоянной (см. последний столбец в табл. 1)? Действительно ли система лютеин-виолаксантин в изолированных хлоропластах в этих случаях никак не реагирует на свет?

Судить об этом можно, если сопоставить данные о влиянии света на концентрацию ксантофиллов на единицу хлорофилла и на разность их процентного содержания. Результаты этого сопоставления приведены в табл. 3.

Условия опытов: из листьев одуванчика хлоропласты выделялись при комнатной температуре в растворе 0.5 М сахарозы с раствором Кнопа с микроэлементами; длительность освещения 2 мин. Из листьев конских бобов хлоропласты выделялись на холоду в растворе 0.5 М сахарозы с 0.01 М KCl; длительность освещения 10 мин.

Как видно из данных табл. 3, постоянство разности процентного содержания Л/В может маскировать обнаруживаемые при расчете на единицу хлорофилла изме-

ТАБЛИЦА 2

Изменение концентраций ксантофиллов на свету в расчете на единицу хлорофилла

Объект	Концентрация ксантофиллов (в мкг на мг хлорофилла)				Разность процентного содержания Л/В	
	темнота	свет	темнота	свет	темнота	свет
Vicia faba	27	28	48	61	28	38
Taraxacum officinale	41	35	72	77	27	37
То же	38	24	58	64	21	46
»	36	26	76	90	36	54
»	28	23	54	68	32	48

ТАБЛИЦА 3

Сопоставление изменений концентрации ксантофиллов на свету с изменением разности их процентного содержания

Объект	Номер опыта	Концентрация (в мкг на мг хлорофилла)						Разность процентного содержания Л В	
		виолаксантин			лютеин				
		темнота	свет	процент изменений	темнота	свет	процент изменений	темнота	свет
Taraxacum officinale	1	53	37	−30	97	69	−29	28	30
	2	33	35	−5	80	84	−5	41	41
	3	27	22	−18	81	73	−5	50	54
	4	33	24	−27	81	68	−16	42	48
	5	29	27	−7	65	63	−3	48	44
	6	29	31	−7	63	67	−6	37	38
	7	37	35	−5	70	67	−4	32	32
	8	16	12	−25	62	60	−3	60	66
	9	39	17	−56	54	27	−50	16	14
Vicia faba	10	20	15	−25	53	43	−20	46	48
	11	23	18	−22	80	55	−31	56	50

нения, происходящие в содержании пигментов. Только в отдельных опытах при постоянстве разности процентного содержания не происходит никаких изменений и в содержании ксантофиллов, например в опытах 2 и 7 в табл. 3. В большинстве же опытов на хлоропластах из одуванчика и конских бобов содержание виолаксантина на свету снижается. Количество опытов на одуванчике оказалось достаточным для статистической обработки. Это снижение концентрации виолаксантина на свету достоверно ($p<0.01$). Что касается опытов с хлоропластами из традесканции, то снижение концентрации виолаксантина на свету статистически недостоверно ($0.05<p<0.1$).

ТАБЛИЦА 4

Изменение концентрации виолаксантина в темноте после действия света (мкг/мг хлорофилла)

Объект	Исходные	Свет	Темнота
Vicia faba	23	18	25
	20	15	21
Tradescantia fluminensis	14	12	15
	16	12	20
Taraxacum officinale	39	17	37

Далее из данных, приведенных в табл. 3, видно, что концентрация лютеина либо остается неизменной, либо даже уменьшается одновременно с уменьшением виолаксантина. Это явление обнаружено для хлоропластов из всех трех объектов.

При этих изменениях в концентрации лютеина и виолаксантина на свету соотношение их остается в основном постоянным. Этим и объясняется неизменность разности их содержания.

Для решения вопроса о том, не является ли уменьшение виолаксантина на свету следствием его необратимого фотоокисления, были поставлены опыты по следующей схеме: определялось содержание виолаксантина в исходной порции хлоропластов после световой экспозиции и затем из той же суспензии после часового темнового периода, следующего за светом. Результаты этих опытов приведены в табл. 4.

Из данных табл. 4 видно, что в темноте после света содержание виолаксантина вновь увеличивается. Следовательно, в описанных выше опытах снижение концентрации виолаксантина не является результатом необратимого фотоокисления.

Заключение

Анализ экспериментальных данных показывает, что в отдельных случаях в хлоропластах удается обнаружить те же изменения в системе лютеин—виолаксантин под действием света, какие обычно происходят в листьях: одновременно с уменьшением виолаксантина происходит увеличение содержания лютеина. Однако в большинстве опытов мы столкнулись с нарушением нормального хода взаимопревращений ксантофиллов. Эти нарушения по-разному выражены у исследованных видов растений. В разной степени сказываются они и на поведении обоих ксантофиллов — лютеина и виолаксантина.

В изолированных хлоропластах прежде всего нарушаются какие-то процессы в цикле реакций, приводящих на свету к увеличению лютеина. Концентрация его на свету не только не увеличивается, но в целом ряде случаев даже уменьшается.

Что же касается виолаксантина, то в хлоропластах из *Vicia faba* и *Taraxacum officinale* концентрация его падает во время освещения подобно тому, как это происходит в листьях. В целом ряде опытов это уменьшение и по величине соответствует таковому в листьях.

Таким образом, в изолированных хлоропластах на свету может происходить уменьшение виолаксантина без одновременного увеличения лютеина. Такой ход изменений в концентрации лютеина и виолаксантина в хлоропластах заставляет предположить наличие какого-то промежуточного звена в цикле их взаимопревращений.

Литература

Сапожников Д. И. (1961). К функции каротиноидов в фотосинтезе. Докл. на V Межд. биохим. конгрессе. — Сапожников Д. И., Д. Г. Алхазов, З. М. Эйдельман, Н. В. Бажанова, И. Х. Лемберг, Т. Г. Маслова, А. В. Гиршин, И. А. Попова, В. С. Саакова, О. Ф. Попова, Г. А. Ширяева. (1961). Включение O^{18} из тяжелокислородной воды в виолаксантин при действии света на растение. Бот. журн., 5. — Сапожников Д. И. и Н. В. Бажанова. (1958). К характеристике световой реакции в изолированных хлоропластах. ДАН СССР, 120, 5. — Сапожников Д. И., И. А. Бронштейн-Попова, Т. А. Красовская, А. Н. Маевская. (1956). Количественное определение основных каротиноидов зеленого листа с помощью бумажной хроматографии. Физиолог. раст., 3, 5. — Сапожников Д. И., Т. А. Красовская, А. Н. Маевская. (1957). Изменение соотношения основных каротиноидов пластид зеленых листьев при действии света. ДАН СССР, 113, 2. — Сапожников Д. И., З. М. Эйдельман, Н. В. Бажанова, О. Ф. Попова. (1959). Торможение гидроксиламином световой реакции при превращении ксантофиллов. ДАН СССР, 127, 5. — Эйдельман З. М. и О. Ф. Попова. (1962). К методике исследования фотосинтетического фосфорилирования. Тр. отд. физиолог. и биофиз. растений, 2. — Blass U., J. Anderson a. M. Calvin. (1959). Biosynthesis and possible functional relationships among the carotenoides and between chlorophyll «a» and chlorophyll «b». Plant Physiolog., 34. — Dorough G. D. a. M. J. Calvin. (1951). The Path of oxygen in photosynthesis. Journ. Am. Chem. Soc., 73. — Spikes J. D. (1952). Stoichiometry of the photolysis of water by illuminated chloroplast fragments. Arch. of biochem. a. biophys., 35, 1. — Yamamoto H. Y., C. O. Chichester, T. O. M. Nakayama. (1962). Biosynthetic Origin of oxygen in the leaf xanthophylls. Arch. of biochem. a. biophys., 96.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 3 I 1963).

УДК 581.11:582.998(477.9)

А. Я. Попова

О ДИНАМИКЕ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ У ВЕРБЛЮДКИ *CENTAUREA DIFFUSA* LAM. В КРЫМУ

Давая общую характеристику рода *Centaurea*, Т. А. Работнов (1956) отмечает, что большинство васильков как кормовые растения не представляют ценности, так как не поедаются или плохо поедаются основными видами скота вследствие горького вкуса или жесткости и колючести.

Сказанное относится и к изучаемой нами *Centaurea diffusa*. Будучи весьма обильной на степных пастбищах большей части Крыма, верблюдка, однако, как кормовое растение большой ценности не представляет. Л. К. Гребень (1928) отмечает поедание верблюдки овцами осенью, по О. М. Поляковой (1930), крупный рогатый скот совсем ее не поедает, по И. В. Новопокровскому и Е. Размадзе (1930), овцы поедают лишь верхнюю часть растений и мягкие участки листьев, срединные жилки листьев и стебли овцами не используются. И. В. Ларин и др. (1937) и В. В. Алехин (1939) указывают, что вообще растения, образующие перекати-поле, в том числе и верблюдка, поедаются травоядными животными очень плохо, при этом обкусываются только верхушки растений. По В. В. Михайловской (1953), верблюдка скотом не поедается вовсе. Таким образом, сведения о поедаемости верблюдки и о ее кормовом значении довольно разноречивы.

По нашим наблюдениям, частично опубликованным (Попова, 1960), весной верблюдка может поедаться скотом, но к середине лета стебли ее сильно деревянеют и становятся совершенно непоедаемыми; зимой безлистные стебли размокают и могут снова поедаться, но в это время они, как мы показываем ниже, очень мало питательны.

С целью выяснения кормовой ценности верблюдки был определен химический состав ее надземных частей. Ввиду того что, как известно, химический состав растений меняется в зависимости от времени вегетационного периода и фенофазы, растения подвергались изучению в различное время, причем образцы для анализа брались на

одних и тех же местах залежного пастбища, покрытого верблюдковой ассоциацией (колхоз им. Калинина Октябрьского района Крымской области). Определялся также химический состав сена верблюдки осенью и зимой.

Полученные данные показывают (см. таблицу), что количество золы в верблюдке относительно мало изменяется по фазам вегетации, постепенно уменьшаясь с 8.43% весной до 6.12% осенью. Протеином верблюдка наиболее богата весной — в фазах розетки и стеблевания; затем содержание протеина постепенно уменьшается. В осенних сборах, по сравнению с фазами розетки и стеблевания, количество протеина резко падает (в 1.9 раза, с 11.26—10.78% до 6.42—6.54%). Содержание белка к осени уменьшается (с 8.71 до 5.42%). Количество жира в течение всего вегетационного периода остается более или менее постоянным (3.26—3.18%); осеннее сено верблюдки не содержит жира. К осени значительно увеличивается (в 1.3 раза — с 33.62—33.71% до 44.32—47.24%) содержание клетчатки.

Особо следует отметить своеобразие химического состава зимнего сена из верблюдки. Зимой в отмерших стеблях ее резко снижается содержание золы (в 2.2 раза — с 8.43 до 3.81%), очевидно, в результате выщелачивания солей из надземной массы, и протеина (в 2.1 раза — до 5.31%), а белки, жиры и безазотистые экстрактивные вещества полностью отсутствуют, причем две последние группы соединений исчезают уже осенью.

Химический состав образцов *Centaurea diffusa* Lam. (в процентах от абсолютно сухого вещества), собранных на залежном пастбище колхоза им. Калинина Октябрьского района Крымской области

Фаза	Дата сбора	Зола	Протеин	Белок	Жир	Клетчатка	Безазотистые экстрактивные вещества
Розетки (весенние)	12 IV 1955	8.43	11.26	8.71	3.26	33.62	40.31
Розетки (осенние)	7 IX 1955	7.12	10.23	7.93	3.12	34.17	40.86
Стеблевание	14 V 1955	7.29	10.78	7.81	3.13	33.71	41.67
Бутонизация	26 V 1955	6.94	9.56	7.12	2.94	34.21	42.13
Цветение	18 VI 1955	6.26	9.42	7.00	3.22	40.52	39.46
Плодоношение	21 IX 1955	6.14	6.54	6.94	3.18	47.24	35.12
Осеннее состояние (отплодоносившие стебли с листьями)	17 XI 1955	6.12	6.42	5.42	0	44.32	0
Зимнее состояние (отмершие стебли без листьев)	10 I 1956	3.81	5.31	0	0	48.63	0

По данным Е. И. Егоровой (1931), переложное худшее сено из Дорнбурга (ныне совхоз им. Чкалова Новотроицкого района Херсонской области, в 24 км к востоку от Аскании-Нова), содержащее 25% верблюдки, имело следующий химический состав: протеина 13.5%, белка 13.13%, жира 4.05%, золы 13.82%, клетчатки 17.53%, безазотистых экстрактивных веществ 45.07%. Такое сено по содержанию основных групп веществ резко отличается от сена из чистой верблюдки более значительным количеством протеина, жира, белка и золы и почти вдвое меньшим количеством клетчатки, что можно объяснить присутствием в его составе ряда ценных кормовых злаков, бобовых и разнотравья. Однако значительное участие верблюдки низводит состав сена до «худшего»; лучшее переложное сено из Аскании-Нова, содержащее только 2% верблюдки, по данным того же автора, является более ценным в кормовом отношении. Следовательно, присутствие верблюдки снижает кормовое достоинство травостоя.

Если принять во внимание показатели химического состава по всем фазам вегетации и замечание И. В. Ларина (1956) о том, что опыты по переваримости растений подтверждают выводы, основанные на данных химического состава (специальных опытов по переваримости верблюдки мы не проводили), то на первое место по питательной ценности можно поставить розетки, а за ними последуют по нисходящей линии растения, находящиеся в последующих фазах развития. Однако, как уже отмечалось (Попова, 1960), розетки из-за малой доступности их поедаются с трудом, а непоедаемость верблюдки летом и осенью связана с колючестью растения. В раннелетнее время, обкусывая только верхушки растений, животные оставляют нетронутой бо́льшую часть надземной массы. Таким образом, возникает несоответствие между ежегодно развивающейся надземной массой и массой, отчуждаемой скотом.

Вот почему обилие верблюдки на пастбищах создает впечатление о значительных запасах кормов, но, учитывая вышеизложенное, мы должны причислить верблюдку к отрицательным элементам травостоя пастбищ. Л. Г. Раменский, И. А. Цаценкин, О. Н. Чижиков и Н. А. Антипин (1956) также указывают на низкую кормовую ценность *Centaurea diffusa* и нежелательность произрастания ее на пастбищах. Поэтому необходимость борьбы с верблюдкой на пастбищах совершенно очевидна.

Литература

Алехин В. В. (1939). Некоторые соображения относительно жизненной формы перекати-поле. Юбил. сб. в честь 70-летия акад. В. Л. Комарова. — Гребень Л. К. (1928). Какое количество овец может прокормить одна десятина асканийской целинной степи в течение всего пастбищного периода. Бюлл. Зоотехн. опытн. и племенн. ст. в Госзаповедн. «Чапли», 4. — Егорова Е. И. (1931). Химический состав степного сена и зеленой массы, идущей на силос. Бюлл. Зоотехн. опытн. и племенн. ст. н.-и. степного инст.-госзаповедника «Чапли» (бывш. Аскания-Нова), 6. — Ларин И. В., Ш. М. Агабабян, В. К. Ларина и др. (1937). Кормовые растения естественных сенокосов и пастбищ СССР. — Ларин И. В., Ш. М. Агабабян, Т. А. Работнов и др. (1956). Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР, III. — Михайловская В. В. (1953). Флора Полесской низменности. — Новопокровский И. В. и Е. Размадзе. (1930). К вопросу о кормовом значении дикорастущих степных трав. — Полякова О. М. (1930). К вопросу о поедаемости дикорастущих степных растений крупным рогатым скотом. Тр. Новочеркасск. зоовете р. инст., 5. — Попова А. Я. (1960). Степной пастбищный сорняк верблюдка *Centaurea diffusa* Lam. в Крыму. Бот. журн., 8. — Работнов Т. А. (1956). *Centaurea* L. — василек, терепук, гигило. В кн.: И. В. Ларин, Ш. М. Агабабян, Т. А. Работнов и др. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР, III. — Раменский Л. Г., И. А. Цаценкин, О. Н. Чижиков, Н. А. Антипин. (1956). Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову.

Крымский педагогический
институт им. М. В. Фрунзе,
Симферополь.

(Получено 5 X 1962).

УДК 581.15 581.4+581.19(Р573)

М. Г. Пименов и А. И. Шретер

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И БИОХИМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ *ROSA RUGOSA* THUNB. НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ

С 4 рисунками

Явления географической изменчивости в растительном мире сводятся к различиям морфологических признаков и к различиям в содержании химических веществ (Иванов, 1937; Лукин, 1940) у популяций вида, взятых из различных географических точек, характеризующихся различными климатическими условиями. Майр (1947) отмечает, что изучение географической изменчивости в растительном мире «затрудняется тем обстоятельством, что растения строго неподвижны, и поэтому местные условия имеют тенденцию затемнять общее направление развития».

В связи с этим для изучения явлений географической изменчивости морщинистая роза *Rosa rugosa*, встречающаяся во всех частях своего ареала в предельно сходных экологических и ценотических условиях, является весьма подходящим объектом. В настоящее время морщинистая роза вводится в промышленную культуру, так как при сравнительно высокой витаминоносности (Баньковский и др., 1945; Хржановский, 1958) выгодно отличается от других видов этого рода значительно более крупными плодами и высокой урожайностью. Экологическая ниша этого растения вполне определена — это песчаные, реже галечниковые побережья моря. В благоприятных местообитаниях *Rosa rugosa* образует чистые заросли, чередующиеся с участками редкой литоральной растительности или с почти полностью лишенными растительности песками и галечниками. Сопутствующие растения чрезвычайно постоянны на всем протяжении ареала морщинистой розы. Среди них преобладают обычные на морских берегах Дальнего Востока литоральные виды — *Elymus mollis* Trin., *Lactuca repens* Maxim., *Glehnia litoralis* Fr. Schmidt, *Carex macrocephala* Willd., *Artemisia stelleriana* Bess., *Linaria japonica* Miq., *Scutellaria strigillosa* Hemsl.

Нами составлена карта ареала морщинистой розы (рис. 1). Это растение распространено по побережьям Тихого Океана, Охотского, Японского и Желтого морей в Приморском и Хабаровском краях, на Камчатке, Курилах, Сахалине, Хоккайдо, в северной и средней частях о. Хонсю (Hara a. Kanai, 1959), на п-ве Корея и Северном Китае, доходя на юг до устья р. Янцзы (Steward, 1958). Ареал этого растения вытянут в меридиональном направлении, что позволяет сравнивать растения, произрастающие при различной длине дня, температурных условиях и интенсивности солнечной радиации. У организмов с ареалами подобного типа отмечена непрерывная изменчивость признаков, называемая «клинальной изменчивостью» (Майр, 1947). В связи с этим естественно было ожидать аналогичных проявлений изменчивости и у морщинистой розы.

Плоды *Rosa rugosa* могут распространяться морской водой, в которой семена этого растения долго сохраняют всхожесть (Jessen, 1958). Однако его популяции, особенно островные, часто находятся в состоянии изоляции, что способствует возникновению местных географических рас (Лукин, 1940; Jaminet, 1960). В географически удаленных точках ареала морщинистой розы естественно предположить наличие процесса отбора форм, наиболее приспособленных к местным условиям. Подобно многим другим видам рода, морщинистая роза отличается значительным полиморфизмом (Комаров, 1929; Мейер, 1849). При изучении материала из различных точек Дальнего Востока нами отмечена широкая амплитуда изменчивости веса (табл. 1, рис. 2) и формы плодов (крупные дисковидные, мелкие вытянутые, а также переходные). Во всех пунктах, где морщинистая роза собиралась нами на Дальнем Востоке, встречаются формы как с голыми, так и со щетинистыми плодами. Неоднородность состава популяций *Rosa rugosa* и размах изменчивости веса ее плодов значительно возрастают вследствие гибридизации этого вида с местными дикорастущими розами: *Rosa davurica* Pall. (Юзепчук, 1941), *R. amblyotis* C. A. M. (Комаров, 1929), *R. marretii* Levl. (Воробьев, 1956) и *R. multiflora* (Koidzumi, 1913). Более обычны случаи гибридизации морщинистой розы в культуре (Anonym, 1905; Сааков, 1958). Многовершинность кривой веса плодов морщинистой розы из пос. Свободного (рис. 2, *3*) объясняется, по-видимому, ее гибридизацией в этом пункте с *Rosa amblyotis* C. A. M.

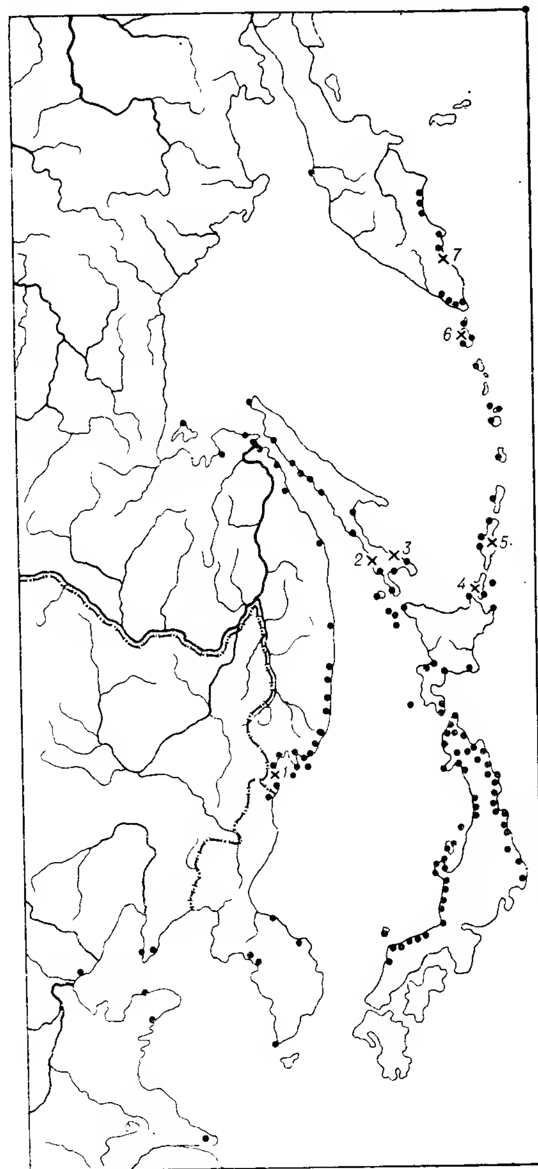


Рис. 1. Ареал морщинистой розы *Rosa rugosa* Thunb.

· — известные местонахождения; x — место сбора плодов для исследования.

Впервые увеличение содержания аскорбиновой кислоты у северных популяций *R. rugosa* отметили В. Н. Букин и В. В. Зубкова (1937). Подобную тенденцию, известную и у других витаминоносных растений, связывают с ролью аскорбиновой кислоты как стимулятора роста (Розанова, 1946). На севере ареала происходит отбор форм с максимальным содержанием активных веществ, стимулирующих рост растения в условиях, где лимитирующий фактор — краткость вегетационного периода. Пайк и Мелвилл (Pyke a. Melville, 1942; Melville a. Pyke, 1947) установили, что розы, встречающиеся на севере Великобритании, более богаты витамином С, чем южные виды. Однако в пределах одного вида такой закономерности ими не было отмечено. Вместе с тем из табл. VIII, помещенной во второй их работе, видно, что у всех видов, исследованных в этом отношении, максимальное содержание витамина С наблюдается в крайних северных точках. Жамине (Jaminet, 1960) считает, что в этом случае мы имеем дело с химическими расами, так как химические различия обычно наследуются (Dilleman, 1959).

Мы определяли вес плодов, соотношение в них семян и мякоти и содержание *l*-аскорбиновой кислоты (витамина С) у дикорастущей морщинистой розы. Материал собирался в 1961 г. в следующих семи пунктах советского Дальнего Востока, показанных на рис. 1 крестиками: Приморье — устье р. Мангутай близ ст. Приморской (*1*): юго-западный Сахалин — Яблочный (*2*); юго-восточный Сахалин — пос. Свободный (*3*); Южные Курилы — о. Кунашир пос. Алехино (*4*), о. Итуруп бухта Касатка (*5*); Северные Курилы — о. Парамушир пос. Банжоу близ г. Северо-Курильска (*6*); Восточная Камчатка — пос. Халактырка севернее г. Петропавловска (*7*).

ТАБЛИЦА 1

Средний, максимальный и минимальный вес плодов морщинистой розы из различных пунктов Дальнего Востока и содержание в них семян и мякоти

Место сбора	Дата	Вес плодов $M \pm m$ (в г)	Процент семян	Процент мякоти	Максимальный вес	Минимальный вес
Приморская	29 IX	4.805±0.071	14.3	85.7	11.75	2.40
Алехино	26 VIII	7.095	12.9	87.1	10.45	2.75
Касатка	2 IX	7.309±0.098	19.5	80.5	12.50	3.50
Свободный	26 VIII	6.511±0.081	18.2	81.8	9.70	3.75
Яблочный	19 VIII	4 147±0.049	21.1	78.9	7.20	2.60
Банжоу	11 IX	3.297±0.039	24.1	75.9	7.25	2.15
Халактырка	20 IX	3.115±0.045	23.6	76.4	5.00	1.55

В каждом пункте собиралось по нескольку килограммов плодов подряд со всех кустов данной популяции, определялся вес (без чашелистиков) каждого из 100 плодов, взятых без выбора; затем семена извлекались и определялся их общий вес. Определение содержания аскорбиновой кислоты проводилось в целых плодах по методу

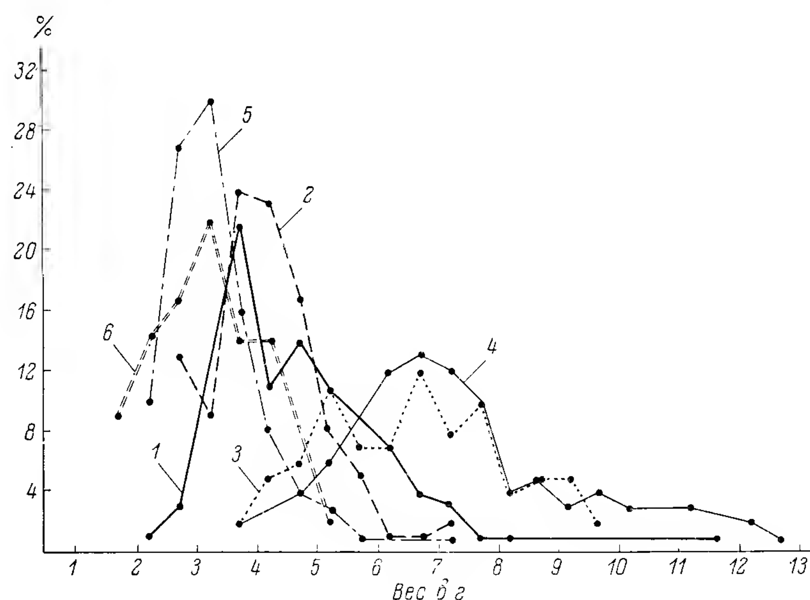


Рис. 2. Распределение плодов морщинистой розы по классам веса по экземплярам из различных географических пунктов Дальнего Востока.

1 — Приморская; *2* — Яблочный; *3* — Свободный; *4* — Касатка; *5* — Банжоу; *6* — Халактырка.

Тильманса (Методы определения витаминов, 1954), в трех повторностях. На рис. 3 и 4 показано содержание аскорбиновой кислоты в мякоти плодов, полученное путем соответствующего пересчета от веса целых плодов. Химический анализ плодов морщинистой розы проводился без разделения их на классы определенной формы. Мы полагали, что подобная трудоемкая работа не дала бы положительного результата, так как специально проведенными исследованиями у *Rosa cinnamomea* L. не было обнаружено корреляции между формой плодов и их витаминоносностью (Шуберт, 1938; Розанова, 1946, 1952).

В указанных пунктах собирались зрелые, покрасневшие плоды *R. rugosa* (период между крайними сроками их сбора охватывал более месяца). У других видов розы установлено, что значительные колебания содержания аскорбиновой кислоты (Баньковский и др., 1945) наблюдаются лишь до момента покраснения плодов, при этом снижается средний вес плода и относительное содержание в нем мякоти (Шуберт, 1938).

Из табл. 1 видно, что максимальный средний вес плода отмечен у популяций с Южных Курил, с островов Кунашир и Итуруп. При движении на север средний вес

плодов постепенно уменьшается, достигая минимума на Камчатке. На Парамушире найден лишь один плод весом 7.25 г, вес остальных не превышал 5.75 г. Максимальный вес плодов южных популяций в среднем в 2 раза превышает вес плодов северных

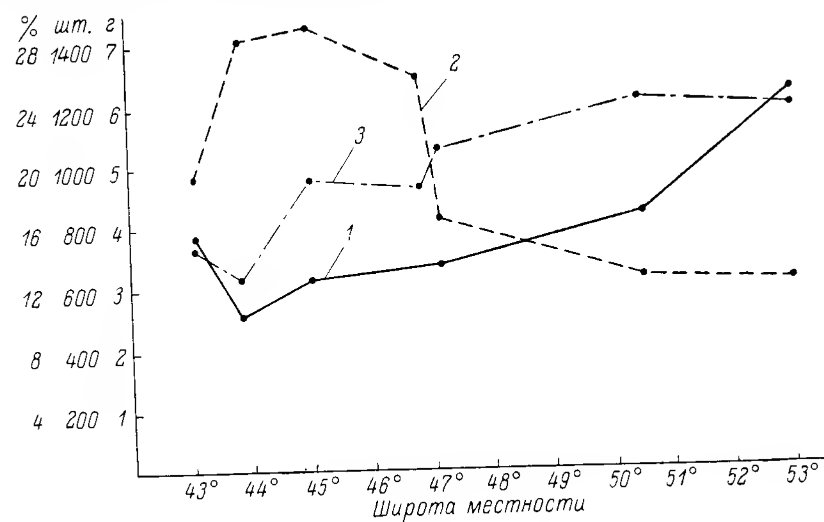


Рис. 3. Изменение содержания аскорбиновой кислоты, веса плодов и процента семян в них у морщинистой розы в зависимости от широты местности.

1 — содержание аскорбиновой кислоты (в мг %); *2* — вес плодов (в г); *3* — содержание семян в плодах (в %).

популяций. Примерно такие же соотношения наблюдаются и при сравнении минимального веса плодов из различных географических пунктов.

На рис. 2 показано распределение плодов по классам веса с интервалами в 0.5 г. У южных популяций отмечен несколько больший размах изменчивости, что видно уже из сравнения минимального и максимального веса плодов, а также при вычислении среднего квадратического отклонения для каждого ряда веса плодов. Для Приморской эта величина составляет 0.71 г, для Свободного 0.81 г, для Касатки 0.98 г. Северные популяции имеют значительно меньшие показатели: Яблочный — 0.49 г, Банжоу—0.39 г, Халактырка — 0.45 г. В связи с тем что больший процент плодов у северных популяций имеет вес, близкий к среднему, кривые веса их плодов более островершинны. При этом у южных популяций, даже сравнительно мелкоплодных, имеется значительное число плодов, сильно превышающих по весу среднюю норму. Южные популяции морщинистой розы имеют пониженный процент семян (до 12.9%) и повышенный процент мякоти, причем эти соотношения, по-видимому, не зависят от веса плодов. Так, у самой южной, но не самой крупноплодной популяции (из района ст. Приморской), отмечен весьма низкий процент содержания семян (14.3%) по отношению к весу плода. Вместе с тем северные популяции характеризуются повышенным процентом содержания семян в плоде. Последнее обстоятельство может рассматриваться как приспособление к крайним условиям обитания у северной границы распространения вида. Повышенный процент содержания семян в плодах и увеличение

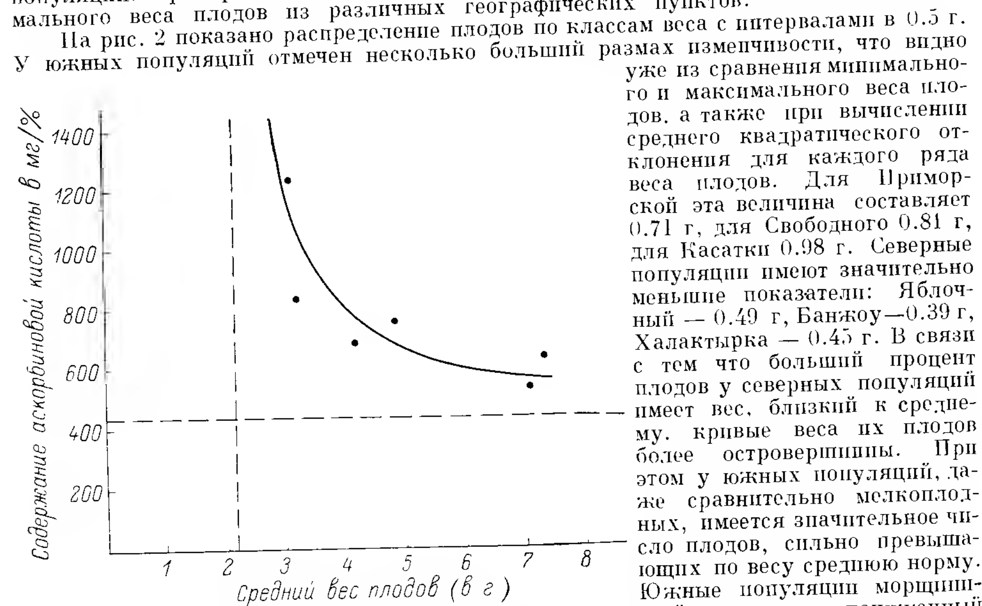


Рис. 4. Корреляция между весом плодов (в г) и содержанием в них аскорбиновой кислоты (в мг%).

удельного веса плодов по отношению к общей массе растения, отмеченные у северных популяций морщинистой розы, являются отражением общей тенденции повышения относительной роли генеративных органов, наблюдаемой у арктических и альпийских растений.

Из табл. 2 (где «*m*» — средние ошибки) видно, что в пределах Сахалина, Курил и Камчатки четко выражено увеличение витаминоносности плодов морщинистой розы при движении с юга на север. При этом на Камчатке, близ северной границы ареала этого растения, содержание аскорбиновой кислоты достигает максимума — 1242 мг% на сырой вес мякоти плода. Содержание аскорбиновой кислоты в плодах из южного Приморья (ст. Приморская) было несколько выше, а средний вес плода был ниже, чем у популяций с Южных Курил, расположенных севернее. Это нарушение общей закономерности, вероятно, является следствием более влажного океанического климата Курильских островов по сравнению с Приморьем. Можно ожидать, что при сравнении *R. rugosa* из ст. Приморской с ее популяциями из более северных частей континентального побережья выявится ряд географической изменчивости, аналогичный ряду, установленному для островных популяций.

ТАБЛИЦА 2

Содержание аскорбиновой кислоты в плодах морщинистой розы из различных пунктов Дальнего Востока (в мг %)

Место сбора образца плодов	В целых плодах ($M \pm m$)	В мякоти ($M \pm m$)
Приморская	664.4±20.3	775.2±23.7
Алехино . . .	467.0±8.0	536.9±9.1
Касатка . . .	522.4±5.9	649.2±7.3
Яблочный . .	536.8±23.2	680.3±29.4
Банжоу . . .	619.5±30.1	815.5±39.6
Халактырка	943.3±19.8	1242.5±25.9

Кривые на рис. 3 отражают географическую изменчивость некоторых морфологических признаков и химического состава плодов морщинистой розы на Дальнем Востоке. По мере движения на север содержание аскорбиновой кислоты и процент семян в плоде возрастают, а средний вес плода падает. При этом содержание аскорбиновой кислоты и вес плодов находятся в обратной корреляционной зависимости (рис. 4), имеющей, по всей видимости, криволинейный характер. Малое количество наблюдений не позволяет с достоверностью использовать для наших целей коэффициент корреляции по Браве:

$$r = \frac{\Sigma\, p a_x a_y}{n \sigma_x \sigma_y}.$$

В связи с этим мы ограничились вычислением лишь коэффициента ассоциации Юла:

$$Q = \frac{ad - bc}{ad + bc};\quad m_Q = \pm\frac{1 - Q^2}{2} \times \sqrt{\frac{1}{a} + \frac{1}{b} + \frac{1}{c} + \frac{1}{d}},$$

где a, b, c и d — количество случаев с данным классом веса плодов и содержания аскорбиновой кислоты. Для подсчета по этой формуле коэффициента ассоциации Q мы воспользовались данными, приведенными в табл. 3.

ТАБЛИЦА 3

Содержание аскорбиновой кислоты в плодах морщинистой розы в зависимости от веса плодов (в мг %)

Вес плодов (в г)	Количество образцов	Содержание кислоты 600—800	Содержание кислоты 800—1300
2.9—5.0	9	$a = 5$	$b = 4$
5.0—7.5	9	$c = 8$	$d = 1$
Всего . . .	18	13	5

В этой табл. $a=5$, например, означает, что из общего количества 18 исследованных образцов плодов морщинистой розы содержание аскорбиновой кислоты в 600—800 мг при весе плодов в пределах 2.9—5.0 г наблюдалось в 5 случаях. В свою очередь b, c, и d означают количество случаев в других вариантах сочетания витаминоносности и веса плодов.

Коэффициент Q оказался довольно высоким [$=-0.72$, при $m_Q = \pm 0.37$], что свидетельствует о четкой обратной корреляции веса плодов и содержания аскорбиновой кислоты в их мякоти.

Величина произведения веса мякоти плодов к содержанию в них аскорбиновой кислоты, определяющая практическую ценность плодов морщинистой розы как витаминного сырья, оказалась более или менее постоянной во всех обследованных районах. Поэтому для заготовки плодов пригодны все более или менее значительные заросли этого растения в любых районах Дальнего Востока. Вместе с тем результаты наших работ говорят о необходимости при создании промышленных плантаций и при комплектовании питомников для селекционного отбора учитывать географическую изменчивость витаминоносности и веса плодов привлекаемого семенного и посадочного материала. Для селекционных целей особенно перспективным следует считать исход-

ный материал наиболее богатых по содержанию аскорбиновой кислоты популяций морщинистой розы с восточного побережья Камчатки (близ пос. Халактырки), а также самых крупноплодных популяций с о. Итурупа (бухта Касатка) и о. Кунашира (пос. Алехино).

Литература

Баньковский А. И., В. И. Муравьева, Н. И. Ворошилов (1945). О содержании витамина С в некоторых видах шиповника. Фармация, 4. — Бу- кин В. Н. и В. В. Зубкова. (1937). Плоды шиповника как источник витамина С. Тр. прикл. ботан., генет. и селекц., прил. 84, 2. — Воробьев Д. П. (1956). Ма- териалы к флоре Курильских островов. Тр. ДВ ФАН СССР, 3. — Иванов С. Л. (1937). Климатическая изменчивость химического состава растений. Изв. АН СССР, биолог., 6. — Комаров В. Л. (1929). Флора полуострова Камчатки, 3. — Лу- кин Е. И. (1940). Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов. — Майр Э. (1947). Систематика и происхождение видов. — (Мейер К. А.) Meyer C. A. (1849). Über die Zimmtrosen, insbesondere über die in Russland wildwachsenden Arten derselben. Mem. Acad. Petersb., ser. IV, VI, 3. — Методы определения витаминов. (1954). [Сборник]. — Розанова М. А. (1946). Изменчивость аскорбиновой кислоты в роде *Rosa*. Бюлл. МОИП, сер. биолог., 51, 4—5. — Розанова М. А. (1952). Влияние климатических и почвенных условий на содержание аскорбиновой кислоты в шиповнике. Тр. Всес. н.-и. витам. инст., 5. — Сааков С. Г. (1958). Розы. В кн.: Деревья и кустарники СССР, 5. — Хржа- новский В. Г. (1958). Розы. — Шуберт Н. Э. (1938). Заготовка шиповника для витаминной промышленности. Фармация, 1—2. — Юзенчук С. В. (1941). Роза (шиповник) — *Rosa*, Фл. СССР, X. — Dilleman G. (1959). Les races chimiqués chez les plantes médicinales. Ann. pharm. franç., XVII, 3. — Hara H. a. H. Ka- nai. (1959). Distribution maps of flowering plants in Japan, II. — Jaminet F. (1960). La differéntiation chimiqué infraspécifique. Planta medica, VIII, 3. — Jes- sen K. (1958). Om vandsprenning at *Rosa rugosa* og andre arter af slaegten. Bot. Tidskr., 54, 4. — Koidzumi G. (1913). Conspectus rosacearum japonicarum. J. coll. sci. Univ. Tokyo, XXXIV, 2. — Melville R. a. M. Pyke. (1947). The effect of specific variability and the environment on the vitamin C content of british *Rosa* hips. Proc. Linn. Soc. Lond., 159, 1. — Pyke M. a. R. Melville. (1942). Vitamin C in *Rosa* hips. Bioch. J., 36, 3—4. — [Anonym]. *Rosa rugosa* und ihre Hybriden. (1905). Wiener ill. Gartenzeitung, 30. — St ward A. N. (1958). Manual of vascular plants of the lower Jantze valley, China.

(Получено 20 I 1964).

Всесоюзный
научно-исследовательский
институт лекарственных
и ароматических растений,
п/о ВИЛАР Московской области.

УДК 576.312.3 : 635.25

Л. И. Вахтина

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ЛУКА, РАСПРОСТРАНЕННЫХ НА ТЕРРИТОРИИ СССР

В состав обширного рода *Allium* L. входит 500—600 видов (Stearn, 1944; Traub, 1957; Введенский, 1963), из них 233 вида обитает на территории Советского Союза (Введенский, 1963). Виды этого рода в пределах СССР распространены неравномерно. Наиболее богато род *Allium* представлен на территории республик Средней Азии, где обитает свыше половины произрастающих в Советском Союзе видов лука, среди которых много эндемов.

Виды рода *Allium* неоднократно являлись объектами кариологического исследо- вания. Описание числа и морфологии хромосом многих видов лука содержится в ра- ботах Я. С. Модилевского (1928), А. А. Кривенко (1938), М. А. Иванова (1942), А. Г. Араратяна и Ц. Р. Тоняна (1945), Менсинкаи (Mensinkai, 1939), Желюбской (Szelubsky, 1950), Фейнбрюн (Feinbrun, 1950) и других авторов. Особенно подробное кариологическое изучение рода *Allium* проводилось Леваном (Levan, 1929 и др.), который высказал общие соображения о путях эволюции кариотипа этого рода.

К настоящему времени кариологически исследовано около 120 видов рода *Allium*, причем подавляющая часть видов, обитающих на территории Советского Союза, цито- логически не изучена. Можно надеяться, что дальнейшее сравнительно-кариологи- ческое исследование рода *Allium* позволит не только расширить наши сведения о числе и морфологии хромосом у видов лука, но и даст обильный материал для решения вопросов о направлениях эволюции в пределах этого рода, а также для дальнейшего выяснения роли изменений морфологии и числа хромосом в видообразовании.

Сравнительнокариологическое исследование имеет также значение для уточне- ния систематического положения рода *Allium*. До сих пор отсутствует единая точка

зрения на отнесение этого рода к тому или другому семейству. Так, некоторые ис- следователи помещают род *Allium* не в семейство *Liliaceae*, а в семейство *Amaryllidaceae* или даже предлагают выделить его в самостоятельное семейство *Alliaceae* (Traub, 1957; Hutchinson, 1959; Введенский, 1963). Деление рода *Allium* на секции тоже носит искусственный характер, и каждая секция содержит морфологически и биологически неоднородные виды (Введенский, 1935; Филимонова, 1959).

Из сказанного следует, что детальное цитологическое исследование видов рода *Allium* будет полезно для решения вопросов систематики этой группы. В настоящем сообщении приводятся результаты изучения чисел хромосом у 70 видов рода *Allium*, подавляющее большинство которых исследовано впервые.

Материал и методика

Материалом послужила коллекция диких луков, собранная З. Н. Филимоновой и культивируемая в Ботаническом саду АН УзССР (Ташкент).[1] Большинство видов этой коллекции привезено луковицами из естественных мест обитания. Многие виды собраны из различных пунктов своего ареала. Определение видового состава кол- лекции производилось под руководством А. И. Введенского.

Для подсчета чисел хромосом был применен обычный метод приготовления по- стоянных препаратов. Корни луковиц обрабатывались фиксатором Навашина (10 : 4 : 1), срезы толщиной 13—15 μ окрашивались генциан-виолетом по Ньютону и же- лезным гематоксилином по Гейденгайну. Как известно, число и морфологию хромосом удобно изучать в метафазе первого деления микроспор, используя метод мазков (Le- van, 1932). Все препараты мазков приготовлялись нами следующим методом, давшим наилучшие результаты при максимальной простоте процедур: мазки фиксировались по Навашину (10 : 4 : 1) в течение 1.5—3 часов, стекла промывались в воде и быстро проводились до 70° спирта, в котором оставлялись от 20 минут до 2 часов. После про- мывки в воде проводился гидролиз в 1 н. HCl при 60° в течение 11 минут, после чего препараты помещались в реактив Шиффа на 1.5—2 часа. После обычной промывки в сернистых водах и водопроводной воде мазки обезвоживались и заключались в ка- надский бальзам через бутиловый спирт и ксилол.

Результаты и обсуждение

Числа хромосом у 70 исследованных видов рода *Allium* приведены в таблице.

В секции *Rhiziridium* 17 видов из 21 исследованных являются диплоидными, с $2n=16$. Исключение составляют тетраплоидные виды *A. polyphyllum* и *A. eriocoleum*, а также весьма полиморфные виды *A. inconspicuum* и *A. barszczewskii*, у ряда особей которых было найдено $2n=16$ и $n=8$, а у других растений —$2n=32$ и $n=16$. Возможно, что эти виды представлены как диплоидными, так и тетраплоидными фор- мами.

Секция *Cepa* представлена тремя диплоидными видами с $2n=16$. В секции *Haplostemon*, кроме диплоидных видов с $2n=16$, обнаружена тетраплоидная форма *A. caesium*, распространенная в горах Каратау с $2n=32$ и $n=16$. Диплоидная форма этого вида распространена в предгорьях Ферганского хребта и морфологически резко от- личается от тетраплоидной. *A. scabrellum* является, по-видимому, триплоидным ви- дом. В клетках корней содержится 24 хромосомы, в пыльце число хромосом варьи- рует от 8 до 14, причем часто встречаются фрагменты, микроядра и другие нарушения, свидетельствующие о неправильном протекании мейоза. У *A. kunthianum* в клетках корней нами найдено 14 хромосом, в то время как, по данным А. Г. Араратяна и Ц. Р. Тоняна (1945), у этого вида $2n=16$. Особого внимания заслуживает *A. kujukense*, в соматическом наборе которого содержится 20 хромосом — число, до настоящего времени не известное для видов рода *Allium*. Гаплоидный набор этого вида содержит 10 хромосом.

Секция *Porrum* представлена как диплоидными, так и тетраплоидными видами, с основным числом хромосом, равным 8. У *A. atroviolaceum*, который, по нашим дан- ным, является тетраплоидом, А. Леваном обнаружено $n=8$ (Levan, 1931), что указы- вает на возможный полиморфизм этого вида.

Среди исследованных видов секции *Molium* обращает на себя внимание *A. caspium*, у которого найдено 17 хромосом в клетках корней и 8 хромосом в пыльце. В пыльце часто попадаются фрагменты. Происходит ли этот вид от формы с $2n=16$ или с $2n=18$, можно будет решить только после подробного морфологического изу- чения хромосомного набора.

У *A. decipiens* обнаружено 20 хромосом в клетках корней и 10 хромосом при де- лении микроспоры, в то время как по данным Менсинкаи (Mensinkai, 1939) он имеет $2n=16$. Как указывалось выше, такое число хромосом в роде *Allium* обнаруживается впервые. На возможность наличия в пределах рода *Allium* видов с $2n=20$ указывают, по-видимому, случаи описания 40-хромосомных видов лука (*A. babingtonii* — Ono, 1935; *A. oleraceum* — Woes, 1947; *A. vineale* — Fernandes, 1948). Однако для всех

[1] Пользуемся случаем, чтобы принести глубокую благодарность З. Н. Филимо- новой за предоставление собранной ею коллекции для цитологического исследования.

Числа хромосом некоторых видов *Allium* L.

Секция и вид	2n	n	Число хромосом по определению других авторов	Местообитание
Rhiziridium Don				
barszczewskii Lipsky	16	8	—	Тянь-Шань, горы Каржантау.
barszczewskii Lipsky	32	16, 17		Памиро-Алай, окр. г. Дербента.
longiradiatum Vved.	16	8		Капламбек, окр. г. Ташкента.
oreoprasum Schrenk	16	8		Тянь-Шань, Джеты-Огуз.
polyphyllum Kar. et Kir.	32	16	Levan (1931), $2n = 16$	Тянь-Шань, Джеты-Огуз.
hymenorrhizum Ldb.	16	8	—	Памиро-Алай, Алайская долина.
setifolium Schrenk	16	—	—	Тянь-Шань, прав. берег р. Чу.
kokanikum Rgl.	16	8	—	Тянь-Шань, хр. Алтынэмель.
filifolium Rgl.	16	8	—	Памиро-Алай, Алайская долина.
tianschanicum Rupr.	16	—	—	Тянь-Шань, Терскей Алатау.
petraeum Kar. et Kir.	16	8	—	Тянь-Шань, окр. г. Алма-Ата.
tallassium Rgl.	16	8	—	Тянь-Шань, Чу-Илийские горы.
korolkovii Rgl.	16	—	—	Тянь-Шань, сев. берег оз. Иссык-Куль.
weschnjakovii Rgl.	16	—	—	Тянь-Шань, сев. берег оз. Иссык-Куль.
trachyskordum Vved.	16	—	—	Тянь-Шань, окр. г. Алма-Ата.
scabriscapum Boiss. et Ky.	16	—	—	Горная Туркмения, Копетдаг.
stephanophrum Vved.	16	—	—	Памиро-Алай, Туркестанский хр.
inconspicuum Vved.	16	8	—	Тянь-Шань, хр. Каратау.
inconspicuum Vved.	32	16	—	Тянь-Шань, хр. Каратау.
eriocoleum Vved.	32	—	—	Тянь-Шань, Угамский хр.
flavellum Vved.	16	—	—	Памиро-Алай, долина р. Варзоб.
globosum M. B.	16	8	—	Кавказ.
kursanovii Popov	16	8	—	Тянь-Шань, Заилийский Алатау.
Cepa Prokh.				
galanthum Kar. et Kir.	16	8	—	Тянь-Шань, Кайбинское ущелье.
pskemense B. Fedtsch.	16	8	—	Тянь-Шань, пос. Пскем.
oschaninii O. Fedtsch.	16	8	—	Памиро-Алай, Туркестанский хр.

Продолжение

Секция и вид	2n	n	Число хромосом по определению других авторов	Местообитание
Haplostemon Boiss.				
margaritae B. Fedtsch.	16	8	—	Тянь-Шань, Чу-Илийские горы.
kunthianum Vved.	14	—	Араратян и Топян (1945), $2n = 16$	Кавказ, Армения.
scabrellum Boiss. et Buhse	24			
pallasii Murr.	16	8—14	—	Ташкент, Бот. сад.
caesium Schrenk	16	—	Ono (1935), $2n = 16$	Тянь-Шань, побер. оз. Иссык-Куль.
caesium Schrenk	32	8	—	Тянь-Шань, Ферганский хр.
schoenoprasoides Rgl.	16	16	—	Тянь-Шань, хр. Каратау.
kujukense Vved.	20	—	—	Памиро-Алай, Алайский хр.
		10	—	Тянь-Шань, хр. Каратау.
confragosum Vved.	16	8	—	Тянь-Шань, хр. Моголтау.
popovii Vved.	16	—	—	Копламбек, окр. г. Ташкента.
elegans Drob.	16	8	—	Памиро-Алай, окр. Шахимардана.
griffithianum Boiss.	16	8	—	Зап. Туркмения, хр. Большой Балхан.
sabulosum Stev.	16	—	—	Кызыл-Кумы.
turcestanicum Rgl.	16	8		Тянь-Шань, Чу-Илийские горы.
Porrum Don			—	
borszczowii Rgl.	16	—	—	Прав. берег р. Сыр-Дарьи.
brevidens Vved.	16	8	—	Памиро-Алай, дол. р. Варзоб.
turcomanicum Rgl.	32	—		Памиро-Алай, окр. пос. Байсун.
crystallinum Vved.	32	16	—	Памиро-Алай, Алайский хр.
crystallinum Vved.	—	8	—	Памиро-Алай, Алайский хр.
filidens Rgl.	16	8	—	Тянь-Шань, предгорья Ферганского хр.
longicuspis Rgl.	16	—	—	Тянь-Шань, Чу-Илийские горы.
atroviolaceum Boiss.	32	—	Levan (1931), $2n = 8$	Ташкент, Бот. сад.

Продолжение

Секция и вид	2n	n	Число хромосом по определению других авторов	Местообитание
Molium Don				
oreophilum C. A. M.	16	8	Levan (1931), $n=8$	Памиро-Алай, пер. Шахристан.
gypsaceum M. Pop. et Vved.	16	—	—	Памиро-Алай, окр. г. Дербента.
verticillatum Rgl.	16	—	—	Памиро-Алай, Зеравшанский хр.
aroides M. Pop. et Vved.	16	—	—	Памиро-Алай, Зеравшанский хр.
alexejanum Rgl.	16	8	—	Памиро-Алай, Сурхан-Дарьинская обл.
christophii Trautv.	16	8	—	Горная Туркмения, хр. Копетдаг.
karataviense Rgl.	18	9	Levan (1931), $n=9$	Тянь-Шань, горы Каржантау.
jetissovii Rgl.	16	8	—	Тянь-Шань, горы Каржантау.
decipiens Fisch.	20	10	Mensinkai (1939), $2n=16$	Прибалхашье, долина р. Или.
severtzovii Rgl.	16	8	Mensinkai (1939), $n=8$	Тянь-Шань, горы Каржантау.
stipitatum Rgl.	16	8	Levan (1935), $2n=16$	Памиро-Алай, Зеравшанский хр.
gultschense B. Fedtsch.	16	8	—	Памиро-Алай, Алайский хр.
aflatunense B. Fedtsch.	16	8	—	Тянь-Шань, Нуратау.
altissimum Rgl.	16	8	—	Памиро-Алай, Гиссарский хр.
taeniopetalum M. Pop. et Vved.	16	8	—	Тянь-Шань, хр. Нуратау.
seravschanicum Rgl.	16	8	—	Памиро-Алай, Зеравшанский хр.
elatum Rgl.	16	8	—	Памиро-Алай, хр. Петра I.
giganteum Rgl.	—	—	Mensinkai (1939), $2n=16$	Памиро-Алай, южный Таджикистан.
schubertii Lucc.	16	8	Levan (1935), $2n=16$	Памиро-Алай, Гиссарский хр.
caspium (Pall.) M. B.	16	8	—	Арало-Касп., окр. г. Нукуса.
winklerianum Rgl.	17	8	—	Тянь-Шань, предгорье Ферганского хр.
darvasicum Rgl.	—	—	Mensinkai (1939), $2n=16$	Памиро-Алай, Гиссарский хр.
baissunense Lipsky	16	8	—	Памиро-Алай, горы Байсунтау.
regelii Trautv.	16	—	—	Горная Туркмения, побер. оз. Йер-Айландуз.
hissarica Vved.	16	8	—	Памиро-Алай, Гиссарский хр.
vvedenskianum Pop.	16	—	—	Тянь-Шань, Чу-Илийские горы.

40-хромосомных видов лука в литературе приводятся и другие числа хромосом, также являющиеся производными от основного числа 8, характерного для рода *Allium* (Ono, 1935; Levan, 1937; Maude, 1940). Поэтому не исключено, что отмеченные выше виды *A. kujukense* и *A. decipiens* также являются полиморфными.

В заключение следует отметить преобладание 16-хромосомных видов во всех исследованных секциях рода *Allium*. Если рассматривать 16-хромосомные виды рода *Allium* как первичные, от которых произошли виды с $n=7$ и $n=9$ (Mensinkai, 1939), то преобладание подобных видов во флоре Средней Азии можно считать свидетельством в пользу того, что именно этот район является первичным ареалом рода *Allium*.

Следует помнить, что, согласно Н. И. Вавилову (1960), этот район является центром происхождения культурных видов лука *A. cepa*, *A. sativum*, *A. porrum*.

Литература

Араратян А. Г. и Ц. Р. Тонян. (1945). Числа хромосом некоторых видов рода *Allium*. Докл. АН АрмССР, 2,5. — Вавилов Н. И. (1960). Ботанико-географические основы селекции. — Введенский А. И. (1935). Род *Allium* L. Флора СССР, IV. — Введенский А. И. (1963). Флора Таджикистана, II. — Иванов М. А. (1942). Кариологическое исследование алтайского лука *Allium altaicum* Pall. Тр. Вост.-Сиб. гос. унив., 2, 3. — Кривенко А. А. (1938). Цитологическое исследование чеснока *Allium strictum*. Биолог. журн., 7, 1. — Модилевский Я. Г. (1928). Weitere Beiträge zur Embriologie und Cytologie von Allium-Arten. Изв. Киевск. бот. сада, 7—8. — Филимонова З. Н. (1959). К онтогенезу и морфологии некоторых видов рода *Allium* L. Автореферат. — Feinbrun N. (1950). Chromosome counts in Palestinian *Allium* species. Palestine Journ. Bot., 5, 1. — Fernandes A., J. Garcia, R. Fernandes. (1948). Herbarizacoes nos dominios da Fundacao da Case de Braganca. Memorias da Socidade Broteriana, 4. — Hutchinson J. (1959). The families of flowering plants. II. Monocotyledons. — Levan A. (1929). Zahl und Anordnung der Chromosomen in der Meiosis von *Allium*. Hereditas, 12, 1. — Levan A. (1931). Cytological studies in *Allium*. A preliminary note. Hereditas, 15, 2. — Levan A. (1932). Cytological studies in *Allium*. II. Chromosome morphological contributions. Hereditas, 16, 3. — Levan A. (1933). Cytological studies in *Allium*. III. *Allium carinatum* and *Allium oleraceum*. Hereditas, 18, 1—2. — Levan A. (1935). Cytological studies in *Allium*. VI. The chromosome morphology of some diploid species of *Allium*. Hereditas, 20, 3. — Levan A. (1937). Cytological studies in the *Allium paniculatum* group. Hereditas, 23, 2. — Maude P. F. (1940). Chromosome numbers in some British plants. The new Phytologist, 39, 1. — Mensinkai S. W. (1939). Cytological studies in the genus *Allium*. Journ. Genetics, 39, 1. — Ono J. (1935). Chromosome numbers in *Allium*. Jap. Journ. Genetics, 11, 4. — Stearn W. T. (1944). Notes on the genus *Allium* L. in the Old World. Herbertia, 2. — Szelubsky R. (1950). Cytology and morphology of some Palestinum species of *Allium*. Palest. Journ. Bot., 5, 1. — Traub H. P. (1957). Classification of the *Amarillidaceae* — subfamilies, tribs and genera. Plant Life, 13, 1. — Woess E. (1947). Über chromosomal Plastizitätbei Wildformen von *Allium carinatum* und anderen Allium-Arten aus den Ostalpen. Chromosoma, 3, 1—2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 3 X 1963).

УДК 581.19 : 633.2/.3

Е. П. Матвеева, П. К. Гагарин и Л. А. Знаменская

БИОХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ ГРУППЫ ЛУГОВОГО РАЗНОТРАВЬЯ

Решения мартовского Пленума ЦК КПСС 1962 г. с большой остротой поставили вопрос об изучении, рациональном использовании и улучшении природной кормовой площади. В Прибалтике и на северо-западе лесной зоны РСФСР, на природных сенокосах и пастбищах преобладают малопродуктивные мелкозлаковые и осоковые травостои (Полянская, 1935; Номоконов, 1951; Матвеева, 1953, 1956, 1960; Нищенко, 1955; Кару, 1957; Сабардина, 1957; Брундза, 1958; Раменская, 1958). Только при использовании их в ранние периоды развития они дают корма, богатые белковыми соединениями, витаминами, кальцием, фосфором, кобальтом (Матвеева и Знаменская, 1957а, 1957б, 1958, 1959а, 1959б), так необходимые сельскохозяйственным животным для нормального роста, развития и продуктивности. Но в ранние периоды развития они малоурожайны и сенокошение их в это время считается малорентабельным. Повышение урожайности и обогащение большинства мелкозлаковых травостоев бобовыми вполне

возможно без перепахивания и подсева семян трав поверхностным известкованием и внесением полного минерального удобрения, а на временно и поверхностно переувлажняемых сенокосах — отводом избытка застойных вод мелкими канавками или желобками стока. Общее повышение культуры земледелия и лугопастбищного хозяйства с помощью удобрений может в больших масштабах преобразовать природные малоурожайные сенокосы и пастбища, превратив даже самые плохие замоховелые белоусники во вполне удовлетворительные кормовые угодия, что успешно осуществляется во многих странах Западной Европы (Вуазэн, 1959; Клапп, 1961). Но пока еще улучшение природных лугов остается в перспективе, надо правильно оценивать и использовать имеющиеся кормовые ресурсы. Именно в этой связи уже несколько лет мы изучаем биохимический состав луговых растений Северо-Запада РСФСР и Прибалтики. Наше внимание приковано к крайне слабо изученной группе разнотравья, многие растения которой не менее, а иногда более, чем бобовые, богаты протеином, белком, фосфором, кальцием и кобальтом.

Эти растения по сравнению с бобовыми менее требовательны к условиям существования и нередко составляют значительную долю (до 50%) в урожае природных лугов, однако значение их обычно недооценивается.

В таблице мы приводим данные биохимических анализов для 6 растений, имевших массовое распространение на некоторых участках сенокосов опорно-показательного совхоза «Петровский» Приозерского (б. Сосновского) района Ленинградской области.

Биохимический состав некоторых луговых растений
(в конце цветения, в процентах на абсолютно сухое вещество)

Растения	Зола	Протеин	Белок	Жир	Клетчатка	Б. Э. В.	Фосфор	Кальций	Кобальт	
									в мг на 100 г	в мг на 1 кг
Galium mollugo	8.42	10.12	8.87	1.61	24.53	55.32	0.34	1.04	0.03	0.30
Knautia arvensis	7.27	7.18	7.00	0.67	30.19	54.69	0.35	1.16	0.11	1.09
Hypericum perforatum	4.41	10.25	8.93	0.70	31.92	52.72	0.29	0.82	0.12	1.23
Campanula rotundifolia	4.77	9.81	7.81	2.90	33.66	48.86	0.25	0.66	0.12	1.25
Pimpinella saxifraga	—	—	—	—	—	—	0.31	1.46	0.10	0.96
Matricaria inodora	—	—	—	—	—	—	—	—	0.13	1.26

Такие растения, как подмаренник *Galium mollugo*, короставник *Knautia arvensis*, зверобой *Hypericum perforatum*, колокольчик *Campanula rotundifolia*, бедренец-камнеломка *Pimpinella saxifraga* и ромашка непахучая *Matricaria inodora* [1], содержат в себе в фазе конца цветения от 7.18 до 10.25% протеина и от 7 до 8.93% белка при 24.53—33.66% клетчатки. По сравнению со многими другими видами разнотравья в названных растениях менее благоприятное соотношение белковых соединений и клетчатки, но все же оно близко к средним показателям по злакам и лучше, чем в той же фазе вегетации, в тимофеевке луговой, считающейся хорошим кормовым злаком.

Все рассматриваемые виды в сене поедаются удовлетворительно, к выпасу же они не пригодны и быстро выпадают из травостоя пастбищ, за исключением бедренца-камнеломки. Последний является хорошим пастбищным растением, издавна подсевавшимся на долголетние пастбища в Германии (Павлович, 1876).

Поедаемым, но вредным и даже ядовитым для овец и лошадей считается зверобой продырявленный. Отравления крупного рогатого скота бывают реже и случаются только с животными белой или белопятнистой масти. При этом животные расчесывают и кусают непигментированные части тела, сильно зудящие; болезненные воспаления часто сопровождаются сильным нервным расстройством и даже параличом. Ядовитой является доза в количестве 1% веса животного, а смертельной — 5% (Гусынин, 1952).

В определенной дозировке зверобой является лекарственным растением как вяжущее, тонизирующее, противовоспалительное, при кровохаркании, кашле, болезнях печени, острых и хронических коликах. Но, во влажном и прохладном климате, как показали исследования химизма растений Вологодской области (Норкина и Пахарева, 1948), накапливается ничтожное количество алкалоидов и ядовитость растений часто падает до лечебного значения. Поэтому небольшая примесь зверобоя в травостоях обычно вреда не приносит и, вероятно, оказывает стихийное лечебное действие, как и многие другие виды разнотравья. Положительное влияние на рост, развитие и продуктивность животных, кроме питательных веществ, содержащихся в разнотравьи, оказывают также витамины и некоторые минеральные вещества, в частности кальций и кобальт. В таблице показано, что все проанализированные нами растения содержат от 0.66 до 1.46% кальция и от 0.33 до 1.26 мг/кг кобальта.

Известно, что суточная потребность в нем овцы (наиболее чувствительной к недостатку кобальта в кормах) 0.8 мг (Кормовые средства и кормопроизводство, 1955).

[1] В литературе имеются кормовые анализы только для двух последних растений, но нет данных о содержании фосфора, кальция и кобальта.

Выпас животных или кормление зеленой массой и сеном, содержащими 0.07 мг/кг, уже безопасно для жизни животных (Пейве, 1954). Снижение содержания кобальта в кормах до 0.05—0.06 мг/кг смертельно (Берзинь, 1952). Как видно из таблицы, все проанализированные нами растения содержат кобальта в несколько раз больше критического минимума и могут служить в качестве обогатителей кормов, бедных этим важным элементом. По предложенной нами классификации (Матвеева, 1960б) все проанализированные растения относятся к наиболее богатой кобальтом группе, т. е. содержащим его в количествах, равных или значительно бо́льших, чем у бобовых.

Как показали анализы, все изученные нами растения группы разнотравья в небольшом обилии должны считаться желательными в травостоях природных лугов. Помимо кормовой ценности, они имеют лечебно-профилактическое значение. При наличии их на лугах в большом количестве сено из них должно смешиваться с сеном злаковых или осоковых, бедных этими веществами.

Литература

Берзинь Я. М. (1952). Значение солей кобальта и меди в кормлении сельскохозяйственных животных. — Брундза К. И. (1958). Типы лугов восточной части Литовской ССР. Бот. журн., 1. — Вуазэн А. (1959). Продуктивность пастбищ. — Гусынин И. А. (1952). Токсикология ядовитых растений. — Кару Х. А. (1957). Растительность суходольных лугов Западной Эстонии. Автореферат диссерт. Тарту. — Клапп Э. (1961). Сенокосы и пастбища. — Кормовые средства и кормопроизводство. (1955). — Матвеева Е. П. (1953). Сенокосы и пастбища и меры их улучшения. — Матвеева Е. П. (1956). Ботанико-кормовое районирование Калининградской области. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 10. — Матвеева Е. П. (1960). Фитоценотическая классификация и производственная типология травянистой растительности сенокосов и пастбищ Советской Прибалтики. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 12. — Матвеева Е. П. и Л. А. Знаменская. (1957а). Сравнительная кормовая ценность дикорастущих луговых бобовых, злаков, осок и разнотравья Прибалтики. Научная сессия по вопросам геоботанического исследования лугов и пастбищ. Тез. докл. Тарту. — Матвеева Е. П. и Л. А. Знаменская. (1957б). Содержание кобальта в широко распространенных луговых растениях Прибалтики. Научная сессия по вопросам геоботанического исследования лугов и пастбищ. Тез. докл. Тарту. — Матвеева Е. П. и Л. А. Знаменская. (1958). Рогоз широколистный. Животноводство, 6. — Матвеева Е. П. и Л. А. Знаменская. (1959а). Растения, богатые кобальтом. Животноводство, 5. — Матвеева Е. П. и Л. А. Знаменская. (1959б). Содержание кобальта в дикорастущих луговых растениях. Бот. журн., 7. — Ниценко А. А. (1955). Луга Ленинградской области и меры их улучшения. Вестн. ЛГУ, 10, сер. биолог., географ. и геолог. — Номоконов Л. И. (1951). Луговая растительность Валдайского района. Уч. зап. ЛГУ, 143, сер. биолог. наук, 30. — Норкина С. С. и Н. А. Пахарева. (1948). Ориентировочное обследование растений Вологодск. обл. на содержание алкалоидов. Уч. зап. Вологодск. педагог. инст., V. — Павлович Л. (1876). О кормовых травах дикорастущих и возделываемых на Украине. — Пейве Я. В. (1954). Микроэлементы в сельском хозяйстве нечерноземной полосы СССР. — Полянская О. С. (1935). Луга и пастбища Ленинградской области. — Раменская М. Л. (1958). Луговая растительность Карелии. — Сабардина Г. С. (1957). Луговая растительность Латвийской ССР.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 28 IV 1963).

УДК 634.956.2

В. Г. Юдин

ЗАВИСИМОСТЬ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН КЛЕНА ОТ УСЛОВИЙ ХРАНЕНИЯ

С 1 рисунком

Вопрос о причинах потери семенами способности к прорастанию в процессе хранения далеко не ясен.

Т. Д. Лысенко (1948) отмечает, что семена при длительном хранении, а также при хранении в ненормальных условиях становятся менее жизненными, так как в клетках зародышей происходят определенные изменения.

Крокер (1950), разбирая причины гибели семян при их хранении, придает решающее значение структурным нарушениям в клеточных ядрах, проявляющимся в неправильном делении клеток.

Жизнеспособность семян кленов при сухом хранении невелика. Г. А. Мискин (1949) указывает, что семена кленов татарского, гиннала, полевого и других сохра-

няют свою всхожесть не более двух лет, клена остролистного и явора — не свыше одного года в условиях сухого хранения. По нашим данным (Юдин, 1956), семена клена сахарного дают хорошую всхожесть только при проращивании их сразу же после сбора; даже кратковременное сухое хранение семян этого вида пагубно влияет на их жизнеспособность.

Согласно литературным данным (Шумилина, 1949; Мисник, 1949; Дударев, 1954; Юдин, 1956), семена большинства видов клена, как и других древесных пород, характеризуются наличием у них покоя. Так, семена клена остролистного и клена татарского имеют покой, обусловленный состоянием самого зародыша. Зародыш у семян клена гиннала и клена ясенелистного не имеет покоя и замедленное прорастание семян этих видов связано с наличием покровов (околоплодника и семенной кожуры). Для преодоления состояния покоя семена кленов нуждаются в предпосевной подготовке, длительность которой неодинакова у разных видов.

Настоящие исследования имели целью рассмотреть влияние сухого и влажного хранения на жизнеспособность и прорастание семян некоторых видов клена при разных температурных условиях.

Ранее нами было показано (Юдин, 1956), что двухмесячное влажное хранение семян клена при температуре 15—20° до начала холодной стратификации (0—10°) не ускорило прорастания их по сравнению с двухмесячным сухим хранением семян. В то же время семена некоторых видов (клен татарский, клен гиннала), хранившиеся в сухом состоянии в течение года, в условиях холодной стратификации выходили из покоя раньше семян свежего сбора. В связи с этим в настоящих опытах изучалось влияние более длительного влажного хранения семян клена на их всхожесть.

Методика опытов

Семена кленов *Acer platanoides* L., *A. tataricum* L., *A. ginnala* Maxim. и *A. negundo* L. выдерживались во влажном песке при температуре 15—20° в течение 5 месяцев, с 14 XII 1953 по 14 IV 1954 семена перенесли на холод — 0—10°. Одновременно на холод были поставлены семена этих же видов, находившиеся в условиях сухого хранения при температуре 15—20°. Необходимо отметить, что температура проращивания семян в летнее время колебалась от 4 до 6°, а в зимнее время не превышала 1—2°.

Последующие опыты ставились 14 сентября 1954 г. с семенами, которые находились в условиях влажного хранения в течение 9 месяцев. В отличие от первого опыта семена помещались не во влажный песок, а в чашки Петри на мокрую подстилку. Изучению подвергались изменение влажности семян во время стратификации при разной температуре, дыхание и йод-восстанавливающая активность.

Определение содержания влаги в семенах во время стратификации при различных температурных условиях проводилось у семян трех видов клена, имеющих различный характер прорастания. По одной партии семян кленов остролистного, татарского и ясенелистного стратифицировалось в горшках с песком при температуре 15—20°, вторая партия семян каждого вида — при температуре 0—3°. Пробы на влажность брались одновременно из двух партий. Семена, освобожденные от околоплодников, обсушивались с поверхности фильтровальной бумагой, помещались в стеклянные бюксы и высушивались в термостате в течение 16—20 часов при температуре 105°. Пробы брались в двух повторностях, влажность определялась в процентах к абсолютно сухому весу.

ТАБЛИЦА 1

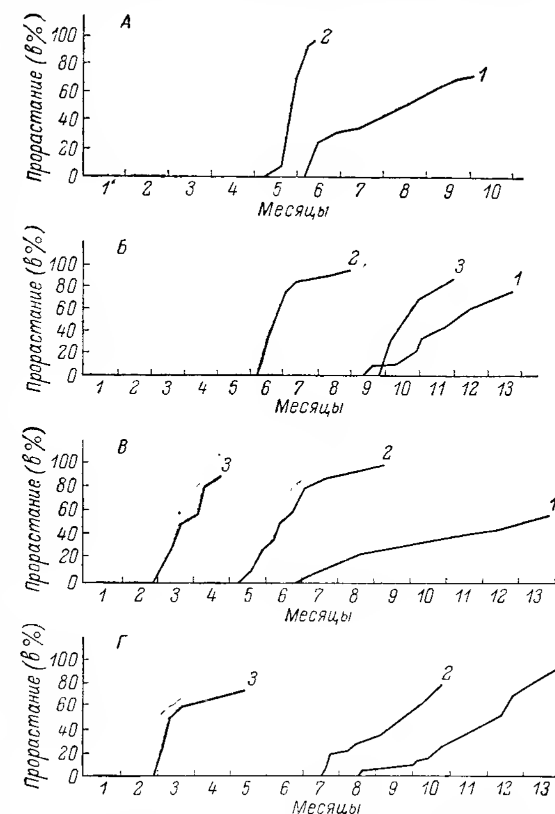
Изменение влажности семян кленов во время стратификации при разной температуре стратификации (в процентах к абсолютно сухому весу; семена без околоплодников)

Вид	Условия стратификации	Процент влажности проб						
		17 XI 1952	1 XII 1952	15 XII 1952	30 XII 1952	31 I 1953	16 II 1953	16 III 1953
Клен остролистный	Воздушно-сухие семена	10.6	—	—	—	—	—	—
	15—20°	—	131.1	134.5	140.9	148.7	154.4	—
	0—3°	—	130.0	132.8	132.6	134.8	140.0	—
Клен татарский	Воздушно-сухие семена	10.9	—	—	—	—	—	—
	15—20°	—	80.4	96.5	—	—	120.6	121.7
	0—3°	—	57.3	74.2	—	—	96.8	100.1
Клен ясенелистный	Воздушно-сухие семена	8.6	—	—	—	—	—	—
	15—20°	—	106.0	124.9	125.0	136.1	137.0	—
	0—3°	—	110.6	114.5	115.7	122.6	121.9	—

Набухание семян этих видов независимо от температурных условий стратификации происходит очень быстро, в течение 10—15 дней; в дальнейшем, со второй половины месяца и вплоть до прорастания, оно протекает медленнее (табл. 1).

На протяжении всего опыта у семян клена остролистного и ясенелистного при теплой стратификации влажность была больше на 14—16% по сравнению с холодной стратификацией, у семян же клена татарского увеличение влажности при теплой стратификации составило 21% по сравнению с условиями холодной стратификации. Из этих данных следует, что внешние покровы семян данных видов клена независимо от температурных условий стратификации не являются препятствием к поступлению воды в зародыш в достаточном для стратификации количестве.

Исследования показали, что условия хранения (как влажного, так и сухого) по-разному влияют на глубину покоя и жизнеспособность семян у различных видов клена. Так, семена клена остролистного после 5-месячного влажного хранения начали прорастать только через 6 месяцев холодной стратификации. Период прорастания продолжался 4 месяца. Семена, которые находились во влажном состоянии 9 месяцев, но проходили стратификацию с осени, т. е. при более низкой температуре (0—3°), начали прорастать на месяц раньше и обнаружили более высокую энергию прорастания (см. рисунок, *А*). Семена этого вида в условиях сухого хранения быстро теряют всхожесть, — после 6-месячного сухого хранения были получены лишь единичные всходы. Как видно, влажное хранение при 15—20° способствует сохранению жизнеспособности семян клена остролистного более длительное время, чем сухое.



Ход прорастания семян кленов различных видов при температуре 0—10° в зависимости от условий хранения.

А — клен остролистный; *Б* — клен татарский; *В* — клен гиннала; *Г* — клен ясенелистный. *1* — 5 месяцев влажного хранения при 15—20°; *2* — 9 месяцев влажного хранения при 15—20°; *3* — 6 месяцев сухого хранения при 15—20°.

Семена клена татарского, перенесенные на холод 14 IV 1953, после 5-месячного влажного хранения стали прорастать только спустя 9 месяцев, период прорастания их составил 4 месяца. Семена, поставленные на холод осенью (4 IX 1954), после 9 месяцев влажного хранения стали прорастать значительно быстрее, через 6 месяцев, и имели более высокую энергию прорастания (см. рисунок, *Б*). Следовательно, более низкая температура (0—3°) в период стратификации является более благоприятной для прорастания семян этого вида клена.

То, что семена, поставленные на стратификацию после 6-месячного влажного хранения, начали прорастать одновременно с сухим вариантом и отличались только менее высокой энергией прорастания, показывает, что влажные условия хранения не оказали на семена клена татарского задерживающего влияния.

Иную реакцию на условия хранения мы наблюдали у семян клена гиннала и клена ясенелистного. Опыты показали, что длительное выдерживание семян в условиях влажного хранения при температуре 15—20° оказало угнетающее действие на их способность к прорастанию. Всходы у таких семян наблюдались только после длительной предпосевной подготовки при пониженной температуре (0—10°). Так, семена клена гиннала, поставленные на стратификацию весной, после 5 месяцев влажного хранения, начали прорастать только спустя 8 месяцев и отличались низкой энергией прорастания. Стратификация при температуре (0—3°) после 9 месяцев влажного хранения ускорила прорастание семян только на один месяц. Наоборот, семена, находящиеся в условиях сухого хранения, начали прорастать уже спустя 2 месяца пребывания на холоде (*В*).

Семена клена ясенелистного, так же как и клена гиннала, после длительного влажного хранения в тепле требуют многомесячной предпосевной подготовки при пониженной температуре (0—10°). Данные рисунка (*Г*) показывают, что семена этого

клена, перенесенные на холод после 5-месячного влажного хранения, начинали прорастать только через 7 месяцев и имели очень низкую энергию прорастания. Более чем на месяц раньше начали прорастать семена, перенесенные на холод осенью, после 9 месяцев влажного хранения. Прорастание в этом варианте происходило гораздо энергичнее. Семена же, стратифицированные после сухого хранения, начали прорастать уже через 1.5 месяца и за 2 месяца прорастания дали 91% всходов. Таким образом, у семян клена гиннала и клена ясенелистного при длительном влажном хранении состояние покоя заметно углубляется; по-видимому, семена этих видов впадают во вторичный (индуцированный) покой. Для выведения семян из этого состояния требуется длительная (до 14 месяцев) предпосевная подготовка при пониженных, но положительных температурах.

Для выяснения физиологических изменений, происходящих у семян во время влажного хранения при разных температурных условиях, проведено определение интенсивности дыхания семян у двух видов клена. У семян клена остролистного, подвергавшихся стратификации в тепле и на холоде, интенсивность дыхания определялась при различных температурах (19 и 6°). Такие сравнительные определения дали возможность выяснить характер дыхания семян как при той температуре, при которой проходила их предпосевная подготовка, так и при перенесении этих семян в иные температурные условия.

Влияние покровов на интенсивность дыхания покоящихся семян изучалось на семенах клена татарского. С этой целью были использованы семена целые и с поврежденной кожурой.

Приведенные в табл. 2 данные показывают, что дыхание семян в результате холодной стратификации оказывается более чем в три раза интенсивнее по сравнению с дыханием семян, подвергавшихся теплой стратификации. Значительнее всего повышается интенсивность дыхания у семян, прошедших предпосевную подготовку и наклюнувшихся.

ТАБЛИЦА 2

Интенсивность дыхания семян клена остролистного после 3 месяцев стратификации при разных температурных условиях

Условия стратификации	19°, мг CO_2 на 1 г за 1 час: сырой вес	19°, мг CO_2 на 1 г за 1 час: сухой вес	6°, мг CO_2 на 1 г за 1 час: сырой вес	6°, мг CO_2 на 1 г за 1 час: сухой вес
15—20°	0.025	0.062	0.014	0.034
0—10° (ненаклюнувшиеся семена)	0.083	0.239	0.040	0.099
0—10° (наклюнувшиеся семена)	0.182	0.491	0.056	0.159

Интенсивность дыхания семян зависит также от температурных условий, в которых велось определение. Так, после теплой стратификации при температуре опыта 19° интенсивность дыхания семян почти в два раза выше, чем при температуре 6°.

Примерно такие же результаты имеют место у семян, подвергавшихся холодной стратификации.

Определение интенсивности дыхания у семян клена татарского проводилось спустя 4.5 месяца стратификации при разных температурных условиях. Если семена, прошедшие теплую стратификацию, имели интенсивность дыхания 0.062 мг CO_2 на 1 г сухого веса, то после 4.5 месяцев холодной стратификации дыхание повышалось до 0.092 мг CO_2 на 1 г сухого веса. Еще более значительно повысилось дыхание у наклюнувшихся семян (до 0.318 мг CO_2 на 1 г сухого веса). Таким образом, в результате холодной стратификации наблюдается повышение интенсивности дыхания семян независимо от вида клена.

Некоторое повышение интенсивности дыхания наблюдалось также у семян с нарушенной кожурой по сравнению с целыми семенами. Так, если в первом случае дыхание составляло 0.062 мг CO_2 на 1 г сухого веса за 1 час, то во втором случае оно было порядка 0.070 мг CO_2 на 1 г сухого веса. Эти данные свидетельствуют о том, что внешние покровы семян клена татарского не являются препятствием для газообмена.

Определение йод-восстанавливающей активности тканей семян в процессе стратификации проводилось по Гетри (Gutrie, 1937).

У семян клена остролистного и клена татарского в процессе стратификации при различных температурных условиях наблюдается различная активность йод-восстанавливающей способности тканей. Как у первого, так и у второго вида при теплой стратификации семян йод-восстанавливающая активность весьма слаба. Больше того, после 4 месяцев такой стратификации она даже снизилась и стала меньшей, чем у семян сухого хранения после 5-дневного намачивания (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Йод-восстанавливающая активность у стратифицированных семян при разных температурных условиях (в мг J на 100 г вещества)

Вид	Семена после 5 дней набухания	После 4 месяцев стратификации семян при температуре: 15—20°	После 4 месяцев стратификации семян при температуре: 0—10°
Клен остролистный	94.6	87.2	120.9
Клен татарский	50.6	56.4	111.6

У семян же после холодной стратификации йод-восстанавливающая активность повысилась и после 4 месяцев у остролистного клена достигла 120.9 мг J на 100 г вещества.

Более интенсивный рост йод-восстанавливающей активности наблюдался у татарского клена после 4 месяцев холодной стратификации, она возросла почти в два раза по сравнению с теплой стратификацией.

Данные определения дыхания и йод-восстанавливающей активности тканей показывают, что в результате холодной стратификации в покоящихся семенах усиливаются окислительно-восстановительные процессы (по сравнению с теплой стратификацией), которые и способствуют выходу семян из состояния покоя.

Таким образом, исследования показали, что условия хранения семян клена поразному влияют на их жизнеспособность, причем прорастание семян зависит не только от видовой специфики растения, но и от способов хранения. Семена клена остролистного при сухом хранении не свыше года теряют всхожесть. В то же время влажное хранение способствует более длительному сохранению всхожести семян этого вида клена.

Особых различий в начале прорастания семян клена татарского в зависимости от условий хранения не наблюдается. Семена после 5-месячного влажного хранения начали прорастать одновременно с семенами сухого хранения. Сильное воздействие на семена клена гиннала и клена ясенелистного оказывает влажное хранение при 15—20°, семена впадают во вторичный (индуцированный) покой; для выведения таких семян из состояния покоя требуется длительная холодная стратификация при 0—10°.

Литература

Дударев Д. Г. (1954). Лесомелиоративный питомник. — Крокер В. (1950). Рост растений. — Лысенко Т. Д. (1948). Агробиология. — Мисник Г. А. (1949). Производственная характеристика семян деревьев и кустарников городских насаждений. — Шумилина З. К. (1949). Подготовка к посеву семян древесных и кустарниковых пород. — Юдин В. Г. (1956). Биология прорастания семян кленов. Тр. БИН, сер. IV, 11. — Gutrie J. (1937). The reducing capacity of potatoes tubers. Contrib. fr. B. Thompson inst., 9, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 12 VII 1962).

УДК 581.14:633.2/4

Н. А. Амирханов и П. С. Солопов

ОСОБЕННОСТИ РОСТА И РАЗВИТИЯ КАТРАНА КОЧИ В УСЛОВИЯХ КУЛЬТУРЫ

Катран Кочи *Crambe kotschyana* Boiss. — крупное многолетнее поликарпическое растение из семейства крестоцветных. Произрастает в предгорьях и в среднем поясе гор Средней Азии на лёссовых и каменисто-щебнистых почвах. В Узбекистане он встречается почти во всех областях.

Катран Кочи — эфемероид и вегетирует весной, образуя значительную зеленую массу, а летом, с прекращением выпадения осадков, постепенно переходит к состоянию покоя. Однако катран благодаря его биологической приспособленности вегетирует значительно дольше (до конца июня), чем многие другие растения, вегетирующие весной.

Катран местные жители считают лучшим кормовым растением и специально скашивают его на сено. Обычно в конце весны, когда выгорают многие весенневегетирующие растения, у катрана имеются еще зеленые листья и опытные чабаны специально сгоняют отары овец в заросли катрана, в результате чего овцы здесь заметно прибавляют в весе.

На корм скоту заготавливается на зиму не только зеленая масса катрана Кочи, но и его корни, достигающие крупных размеров (6—10 кг). В некоторых районах Самаркандской области (Ургут, б. Фарижский район) корни его выкапываются и используются как нажировочный корм, причем они предварительно высушиваются, затем измельчаются и в виде порошка даются скоту в смеси со жмыхом и другими кормами.

Кормовые качества катрана Кочи и многие другие его полезные свойства (крахмалоносность, масличность, медоносность и декоративность) известны в литературе (Кокин, 1933; Меркулович, 1936; Розен, 1947; Павлов, 1947; Проскоряков, 1953; Гращенков, 1959). П. В. Ларин и др. (1951) показывают, что вегетативные органы катрана Кочи, даже сухие листья, содержат около 16.88% протеина и мало клетчатки — 11%, вследствие чего они охотно поедаются скотом. В связи с этим еще в 1956 г. на Всесоюзном совещании по введению в культуру полезных растений, проходившем в Ленинграде, ставился вопрос об изучении всех видов рода катран с целью производственного использования их.

Нами было предпринято изучение биологии и экологии катрана Кочи с целью введения его в культуру. Изучались особенности роста и развития катрана Кочи в условиях природы в зависимости от местообитания, отрастание (отавность) зеленой массы после скашивания и продуктивность (было установлено, что в первый год вегетации катран можно скашивать дважды и получать по 18—20 ц/га сухой зеленой массы), сроки скашивания, биология прорастания семян, сроки их сбора, полевая всхожесть, глубина заделки семян и нормы высева, и была выработана первичная агротехника (Амирханов, 1961а, 1961б, 1962а, 1962б).

Все это дало возможность уже сейчас производить посевы катрана в производственных масштабах в колхозах и совхозах многих горных районов Узбекистана, что и начато кафедрой ботаники Самаркандского государственного университета (СамГУ) совместно с Самаркандским областным управлением производства и заготовок сельскохозяйственных продуктов.

В 1962 г. катран нами был высеян на площади 7 га в совхозе «Коммунизм» Нуратинского района Самаркандской области. Помимо вышеуказанных исследований, нами были изучены особенности развития катрана в резко измененной среде, отличной от естественных условий произрастания, а именно в условиях культуры при поливе с внесением удобрений, обработкой почвы и т. д. З. В. Янушевич (1958 : 1278), касаясь этого вопроса, отмечает, что «в процессе создания культурных полезных растений, наряду со скрещиванием и отбором, большую роль, несомненно, играли и сами условия их выращивания. При переносе растений из естественных условий в культуру, резко изменялась среда, развитие многих полезных свойств культурных растений обязано воздействию новой среды».

Мы посеяли плодики катрана в Ботаническом саду СамГУ на отдельных опытных делянках. Почва здесь была вспахана осенью с внесением навоза из расчета 70 т на га и фосфорного удобрения — 0.4 т на га. Плодики были нестратифицированы и высевались на глубину 3—4 см. После прекращения осадков катран поливался, полив производили с внесением удобрений калия из расчета 60—70 г на 1 м² и фосфора — 60 г на 1 м². Контролем служили растения катрана, высеянные в условиях природы в горах (Ургут) на вспаханной почве.

Таким образом, в условиях культуры для катрана были внесены следующие существенные изменения среды: во-первых, сразу же с прекращением осадков и высыханием почвы производили полив, что резко изменяло условия существования подопытного растения и могло вызвать его изменчивость и что, как мы увидим ниже, оправдалось. Во-вторых, мы проводили подкормку минеральными удобрениями, рыхление почвы, прополку сорняков и т. д. Все это способствовало значительному улучшению условий питания, в результате чего в первый же год вегетации после полива у подопытных растений проявлялись характерные изменения как в их морфологии, так и в ритмике развития.

Контрольные растения в первый год развития образовали по 2—3 розеточных листа и после прекращения осадков ушли в период покоя. У подопытных растений после полива и удобрения заметно увеличилась зеленая масса и размеры корня, изменилась и форма листьев. При этом прежние молодые — ювенильные — листья, появившиеся до полива, а также и вновь появляющиеся листья принимали несколько продолговатую форму с крупнозубчатыми краями и сердцевидным основанием. Эти листья отличались по своей форме не только от ювенильных, но и от типичных листьев взрослых особей катрана. Они были названы нами «вторичноювенильными» листьями. Подобные листья в природе встречаются только у 3—4-летних экземпляров катрана. Затем постепенно, с увеличением возраста катрана (в течение второго года развития), эти вторичноювенильные листья заменялись листьями более крупных размеров, имеющими уже округлую форму с крупногородчато-лопастными краями и сердцевидным основанием, т. е. типичными листьями взрослых особей катрана Кочи.

Обсуждая данное явление, мы приходим к выводу, что вторичное появление ювенильных листьев происходит в природных условиях на третий — пятый год развития, а в условиях культуры — в первом же году развития, но после того, когда был про-

изведен полив. Последний можно рассматривать как фактор, ускоряющий онтогенетическое развитие (как бы «снимающий» ряд лет развития катрана), что должно повлечь за собою более быстрое развитие корня как органа, запасающего питательные вещества, что, как мы увидим ниже, и оправдалось.

Кроме того, на нашем опытном участке встречались единичные особи катрана, которые в первый год образовывали всего лишь один, но зато довольно крупный лист округлой формы, минуя вторичноювенильность. Длина листовой пластинки его достигала 20 см, а ширина 16 см, т. е. лист этот был типичным для взрослых 5—7-летних особей катрана. Подобные экземпляры катрана на опытном участке оставались до конца своей вегетации только с одним лишь листом, образования других новых листьев не наблюдалось.

Что же касается корня подопытного растения до полива, то он не отличался от контрольных. Он был представлен одним главным стержнем, от которого отходило во все стороны множество тонких нитевидных боковых корней. Последние были как первичного, так и вторичного порядка, насчитывалось их на протяжении всего стержневого корня от 60 до 150 шт.

После полива корни подопытных растений резко изменяются по форме и структуре. Буквально на протяжении 15—20 дней вегетации они сильно утолщаются и превращаются как бы в корнеплоды, напоминающие корнеплод редьки или свеклы. Весом они почти в 2 раза превышают вес корней контрольных растений.

Следует подчеркнуть, что все эти изменения условий среды (полив, удобрения, рыхление почвы и т. д.) оказали заметное влияние на рост и развитие растений. Во-первых, катран в условиях поливной культуры вегетировал значительно дольше (до 25 июля), тогда как в природных условиях в горах (колхоз им. Ленина б. Хатырчинского района, Ургут) он завершил вегетацию гораздо раньше (около 20 июня). Во-вторых, на опытном участке, среди основной массы особей катрана, ушедших в период покоя, выявились отдельные, единичные экземпляры его, которые продолжали свою дальнейшую вегетацию даже до середины августа. Такие «длительно вегетирующие» особи катрана по своей внешней форме, по количеству листьев или же по каким-либо другим признакам ничуть не отличались от обычных эфемероидных особей его, уже ушедших в период покоя.

Корни этих длительно вегетирующих особей отличались от корней обычных эфемероидных экземпляров; они имели удлиненную, конусовидноутолщенную форму, напоминающую типичный корнеплод моркови крупных размеров. Вес их доходил до 200—350 г.

Корнеплоды же ранних эфемероидных растений обычно вблизи корневой шейки разделялись на 2 или на 3 части, которые в свою очередь также были утолщены и слегка изогнуты и как бы напоминали по своей форме корень жень-шеня; весили такие корни 100—150 г. Длительно вегетирующие особи катрана были взяты нами под наблюдение. Эта особенность (длительное вегетирование) проявлялась у них и во второй год вегетации. Вес корнеплодов у них доходил до 400—500 г.

На третьем же году вегетации почти все подопытные растения, за исключением отдельных эфемероидных форм, приступили к цветению, что не наблюдалось еще у контрольных растений в условиях гор (вне поливной зоны). Все подопытные растения в условиях культуры цвели очень обильно, причем наблюдалось почти 80% завязывание плодов, тогда как в условиях природы завязывается плодов значительно меньше (30—60%); следовательно, повышается и семенная продуктивность растения. Весьма важно еще и то, что у подопытных растений наблюдается заметное уменьшение осыпаемости плодов, богатых жирным маслом (до 38%).

Длительно вегетирующие особи опять-таки и на третьем году развития вегетировали дольше, чем эфемероидные особи, хотя созревание плодов происходило почти одновременно со всеми остальными особями подопытных растений. Вес корнеплодов у них равнялся в конце третьего года вегетации 500—725 г. Период вегетации в условиях поливной культуры у обычных эфемероидных форм катрана равнялся 125—130 дням, а у длительно вегетирующих — 140—150 дням.

Оказалось возможным в условиях полива выявление в первый год развития двух биологических форм — более ранней и более поздней, что представляет, безусловно, значительный интерес как проявление опять-таки внутривидовой изменчивости в измененных условиях развития.

Учитывая полезные хозяйственные признаки катрана, в дальнейшем можно будет ожидать, что при селекции эти полезные признаки будут усиливаться, что важно в практическом отношении.

Сейчас подопытные экземпляры катрана мы называем «поздний» или «ранний», но в кавычках только потому, что мы сейчас констатируем только факт отличия их в ритмике развития, но как будут вести себя эти экземпляры в дальнейшем, покажут результаты последующих экспериментов. Если при семенном размножении они сохранят особенности своей биологии, тогда определенно можно будет говорить о ранней и поздней формах катрана Кочи. Поскольку нами доказана возможность вегетативного размножения катрана отрезками его корня (Амирханов, 1962б), мы имеем возможность размножить эти «формы» катрана не только семенами, но и вегетативным путем.

Нами был изучен также и химический состав корней подопытных растений в сопоставлении их с корнями дикорастущих особей катрана.

В существующей литературе (Розен, 1947; Шалыт, 1951; Сумневич, 1940 г., и др.) не указывается на возраст образцов корней катрана, взятых для химического анализа,

и вопрос динамики накопления крахмала в корнях катрана по мере увеличения его возраста остается невыясненным.

В связи с этим для химического анализа мы брали три образца корней дикорастущего катрана (Ургут, 1960 г.): корни 2-летнего возраста, корни 4—5-летнего возраста, корни 7—8-летнего возраста; из опытной же культуры было взято четыре образца: однолетний «длительно вегетирующий», однолетний эфемероидный, двухлетний эфемероидный, трехлетний эфемероидный. Таким образом, всего было взято семь образцов. Результаты анализов приводим в таблице.

Из полученных данных (см. таблицу) видно, что с увеличением возраста катрана в природных условиях наблюдается увеличение, хотя и незначительное (на 2.47%), содержания крахмала в его корнях. То же самое наблюдается и в условиях культуры.

Химический состав корней катрана Кочи (24 IX; в процентах на сухой вес)

Образец	Моносахара	Дисахариды		Полисахариды			Белок[1]	Жир	Зола	Вода
		сахароза	мальтоза	крахмал	гемицеллюлоза	клетчатка				
Дикорастущий (1—2 года) . .	1.48	2.04	2.14	22.45	3.96	2.02	4.86	0.78	3.12	54.22
Дикорастущий (4—5 лет) . .	0.92	0.54	0.90	24.62	4.32	2.84	5.02	1.04	4.13	52.14
Дикорастущий (7—8 лет) . .	2.64	6.94	1.72	24.92	8.04	7.90	5.76	1.21	5.86	—
Однолетний длительно вегетирующий	1.96	5.90	2.04	38.62	7.63	1.84	4.35	0.78	1.02	37.14
Однолетний «эфемероид» . .	1.86	3.22	1.38	34.86	6.36	1.98	3.89	0.72	1.09	37.32
Двухлетний «эфемероид» . .	2.02	4.37	1.24	42.96	5.42	2.08	4.68	0.98	1.11	32.12
Трехлетний «эфемероид» . .	1.92	4.15	1.36	40.84	4.82	1.96	4.76	0.82	2.04	28.16

У однолетних длительно вегетирующих особей катрана, обнаруженных нами в культуре, содержание крахмала было больше, чем у обычных однолетних эфемероидных особей. Кроме того, необходимо подчеркнуть, что образцы корней катрана из опытной культуры содержат крахмала на 15.92—18.04% больше, чем образцы корней дикорастущих растений. Зольный остаток и клетчатка в образцах из опытной культуры снизились, что говорит в пользу культуры катрана.

Все эти факты еще раз подверждают, что катран в культуре под влиянием изменившихся условий развития изменил некоторые свои биологические и химические особенности, в частности увеличил в культуре процент содержания крахмала.

На основании вышеизложенного можно сделать следующие выводы.

1. Катран Кочи — ценное дикорастущее кормовое растение, известное жителям горных районов Узбекистана; его следует ввести в производственную культуру.

2. В условиях природы катран можно скашивать дважды и получать значительную зеленую массу (16—20 ц с 1 га), хорошо поедаемую скотом.

3. В условиях культуры при поливе у катрана Кочи выявляется некоторая морфологическая изменчивость, а кроме того, изменчивость ритма развития, выражающаяся в появлении «длительно вегетирующей» и «эфемероидной» форм растений, которые можно размножать не только семенами, но и вегетативно — отрезками корня.

4. Длительно вегетирующая и эфемероидная формы катрана отличаются не только по длительности вегетации и форме корнеплодов, но и по количественному содержанию крахмала в них.

5. Количественное содержание крахмала в корнях катрана, выращенного в условиях культуры, значительно больше, чем у дикорастущих особей.

6. На основании проведенных исследований катран рекомендуется нами в культуру в производственных условиях в первую очередь в качестве кормового растения, к чему пришли и производственники.

Литература

Амирханов Н. А. (1961а). О введении в культуру катрана Кочи. Тр. Самаркандск. гос. унив., нов. сер., 106. — Амирханов Н. А. (1961б). О прорастании семян катрана Кочи. Тр. Самаркандск. гос. унив., нов. сер., 115. — Амирханов Н. А. (1962а). Дикорастущий крахмалонос. Природа, 1. — Амирханов Н. А. (1962б). Катран Кочи, биология и опыт введения его в культуру в условиях Самаркандской области. Автореферат диссерт., Л. — Гращенков А. Е. (1959). Катраны, их биология и введение в культуру в Ленинградской области. Интродукция растений и зеленое строительство, 7. — Кокин А. Я. (1933). Новые ресурсы диких пищевых растений Средней Азии. Соц. растениеводство, сер. А, 5—8. — Ларин И. В. и др. (1951). Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР, 2. — Меркулович Н. А. (1936). Растительность западной части Зеравшанского хребта. Тр. Узбекск. гос. унив., VII. — Павлов Н. В. (1947). Растительное сырье Казахстана. — Проскоряков Е. И. (1953). Приспособление прорастающих семян растений Среднеазиатской флоры. Диссертация. Самарканд. — Розен Б. Я. (1947). Получение крахмала из катрана. Сов. бот., XV. — Шалыт М. С. (1951). Дикорастущие полезные растения Туркменской ССР. — Япушевич З. В. (1958). Изменение формы и структуры корня *Taraxacum kok-saghyz* Rodin под влиянием условий выращивания.

[1] Белок определялся по общему азоту с коэффициентом 5.75.

Самаркандский государственный университет.

(Получено 28 I 1963).

УДК 632.4:633.11(575.2

В. С. Савоста

К ФАКТОРАМ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИМ РАЗВИТИЕ ЖЕЛТОЙ РЖАВЧИНЫ ПШЕНИЦЫ В КИРГИЗСКОЙ ССР

Районы Иссык-Кульской и Чуйской долин Киргизской ССР являются очагом постоянного развития желтой ржавчины пшеницы. В годы эпифитотий урожай снижается на 50—80%. К этому следует добавить, что до настоящего времени неизвестны первичный источник инфекции желтой ржавчины и факторы, обусловливающие интенсивность ее развития по годам. Это связано с трудной доступностью облигатных паразитов для изучения.

В своих исследованиях мы использовали 22-летние материалы Госсортосети, Гидрометбюро и Сектора прогнозов погоды, касающиеся появления и развития сельскохозяйственных вредителей и болезней в Киргизской ССР. На основе имеющегося материала были составлены метеорологические карты для каждого года по четырем пунктам Киргизии: Пржевальску, Токмаку, Таласу и Оше. На карты наносились: ход суточных минимальных и максимальных температур, количество осадков и динамика развития желтой ржавчины. Продолжительность солнечной радиации на этом фоне была взята в виде ежемесячной суммы часов солнечного сияния. Эти данные по каждому году дополнительно сопоставлялись с интенсивностью развития желтой ржавчины на 15 сортах пшеницы, испытывавшихся на сортоучастках указанных пунктов.

Зависимость развития желтой ржавчины от продолжительности солнечной радиации в период созревания и уборки зерна. (Фрунзе, Киргизская ССР; данные по отдельным годам в метеосводках отсутствовали)

Годы	Развитие желтой ржавчины (в %)	Сумма часов солнечного сияния в июле	Развитие желтой ржавчины в следующем году	
			(в %)	группы интенсивности
1940	5	303.3	45	Эпифитотия.
1941	45	317.4	41	»
1942	41	355.1	0	Депрессия.
1943	0	383.1	0	»
1944	0	384.2	0	»
1945	0	343.3	0	»
1946	0	306.4	41	Эпифитотия.
1948	34	332.1	45	»
1951	45	307.0	50	»
1952	50	333.1	36	Умеренное развитие.
1953	36	357.6	27	Умеренное развитие.
1954	27	291.7	15	Депрессия.
1959	17	290.1	10	»

Тщательный анализ полученных данных показал, что степень развития желтой ржавчины не зависит ни от интенсивности ее развития в прошлый год, ни от условий температурного режима и снежного покрова в период перезимовки, ни от скорости и направления ветра в период вегетации растений. Нам удалось получить новые данные при изучении влияния солнечной радиации на жизнеспособность семенной инфекции.

Интенсивность весеннего возобновления желтой ржавчины в Киргизии оказалась зависимой от часов солнечной радиации в период созревания и уборки семян растения-хозяина, а именно: продолжительность радиации в пределах до 290 часов и свыше 335 часов обеспечивала слабое развитие желтой ржавчины в будущем году (см. таблицу).

Обнаруженная параболическая зависимость указывает, что семена являются первичным источником инфекции.

С одной стороны, свет является одним из факторов, определяющих формообразование и скорость созревания растений, интенсивность освещения оказывается пропорциональной количеству солнечной энергии (выраженной в калориях). «Продолжительность освещения регулирует не только фотосинтез, но и использование растением веществ, образующихся в процессе фотосинтеза. Одновременно у растения наблю-

даются отклонения в обмене веществ, которые приводят к изменению продолжительности его развития и таких важных процессов, как цветение и оплодотворение» (Демолон, 1961). «Оптимум освещения для образования сухого вещества пшеницы на протяжении всей жизни не одинаков. По мере того, как растение стареет, этот оптимум достигается при все большей интенсивности освещения. В период цветения этот оптимум соответствует слегка смягченному полному дневному освещению, а нормальное развитие семян происходит при сокращении освещенности» (Демолон, 1961 : 34).

Таким образом, один из законов роста растений, выраженный А. Демолоном (1961) как функция влаги, тепла и света, показывает, что рост растения при постоянной температуре изменяется согласно параболической кривой, т. е. он замедляется, по мере того как солнечная радиация становится более интенсивной. Следовательно, рост пшеницы и развитие внутри растения гриба желтой ржавчины идут параллельно относительно солнечной радиации (по параболической кривой). Это подчеркивает тесную зависимость развития облигатного паразита от физиологической активности хозяина, подчеркивает наивысшую степень паразитизма гриба. Поскольку в условиях освещенности ниже оптимальных и выше оптимальных рост хозяина и формирование его семян протекают с нарушением физиологических процессов, становится понятной слабая жизнеспособность гриба в следующем году как результат претерпевания этих неблагоприятных условий в текущем году.

Процесс превращения веществ в зерне не приостанавливается и после уборки (Варакин, 1937). Послеуборочное дозревание зерна тесно связано с созреванием его в поле. При условиях нормального созревания зерна синтетические процессы послеуборочного дозревания проходят длительнее и полнее, чем в зерне, подсушенном при созревании и уборке в условиях высокой солнечной радиации. Отсюда жизненные условия для гриба будут лучшими в нормально созревшем зерне, чем в подсушенном, и сохранение гриба в жизнеспособном состоянии будет большим в зерне, созревшем и убранном в оптимальных для него условиях.

С другой стороны, имели место жесткие для гриба условия горного климата Киргизии: частые и резкие колебания температур, сухие условия при уборке и севе, когда паразит не мог воспользоваться свободно падалицей для непрерывного развития и заражения озимых, возникали антагонистические противоречия между организмом и средой. Условия невозможности беспрерывного питания способствовали изменчивости гриба, усилению его паразитических свойств при развитии внутри растения-хозяина.

Т. Д. Лысенко (1952 : 324) пишет: «Нет сомнения, что весь процесс развития, в том числе и развитие свойств наследственности и изменчивости, зависит от источника жизни — питания».

Так, в Чуйской долине желтая ржавчина в течение четырех лет отсутствовала, с 1943 по 1946 год, а в 1947 г. вдруг вспыхнула эпифитотия, причем поражаемыми сортами в 1947 г. оказались те же самые сорта, что и четыре года назад. Это показывает, что состав возбудителя болезни не изменился. Каким же образом гриб мог перенести «безболезненно» четырехлетнюю депрессию и молниеносно развиться в масштабе эпифитотии? Это оказалось возможным благодаря тому, что гриб развивался вместе с растением-хозяином, передавался потомству с семенами и проявился только при определенных условиях среды, способствовавших его спороношению.

Другой пример: 1960 г. был годом депрессивного развития болезни. Однако при обмолачивании внешне здоровых колосьев пшеницы 'Эритроспермум 72' обнаружилось значительное поражение зерна желтой ржавчиной.

Современный уровень знаний позволяет говорить о том, что отсутствие спороношения гриба на растениях (отсутствие видимых признаков болезни) ни в коем случае не исключает факта пораженности растений. Гриб может пронизывать ткани растения, но не спороносить.

Известно, что при благоприятных условиях питания паразит не образует спороношений и начинает подготавливаться к нему и спороносить, только когда какие-то определенные условия достигают границ, не благоприятствующих его питанию. Таким образом, при благоприятных условиях питания внешнее проявление желтой ржавчины (спороношение) может отсутствовать, но гриб развивается и распространяется в тканях растения, накапливая вегетативную массу, создается возможность сильного спороношения. Последнее зависит, с одной стороны, от условий внешней среды, в той или иной степени не благоприятствующей условиям питания паразита и, с другой, — от степени занятости площади питания, недостаток которой также способствует спороношению. Например, по наблюдениям Р. М. Малютиной (АН Киргизской ССР), в 1959 г. ранний посев яровой пшеницы 'Эритроспермум 841' в фазе кущения был поражен на 100% (при ходьбе обувь становилась желтой), причем 1959 г. не был эпифитотийным и соседние посевы озимой пшеницы были поражены в слабой степени.

Таким образом, имеет место скрытый вред гриба, когда он развивается вместе с растением-хозяином, но не образует спороношений (ржавчины). Этот скрытый вред доказывается, в частности, меньшим образованием числа зерен в колосе на пораженных растениях (Исмайлов, 1955; Наумова, 1960; Савоста, 1963). Известно, что формирование продуктивности колоса происходит в фазу развития 2—4 листьев пшеницы, в фазу конуса нарастания, тогда как болезнь (ржавчина) внешне проявляется только в фазе колошения пшеницы и позже.

В нижних хозяйствах Чуйской долины уборка зерновых начинается с 5—12 июля. Обмолоченное зерно концентрируется на открытых токах. При этом зерно зачастую попадает под дожди, после чего здесь же сушится. Оказывается, такое сочетание при-

родных факторов, как дожди с солнечной просушкой, действуют губительно на внутреннюю грибную инфекцию семян пшеницы (Кожевникова, 1953, 1955 г.; Горленко, 1955).

Наши данные позволяют считать достаточно обоснованным предположение, что дополнительный солнечный обогрев семян пшеницы перед посевом будет способствовать ликвидации первичного и основного источника инфекции желтой ржавчины. Также можно рекомендовать простой метод прогноза развития желтой ржавчины, а именно: продолжительность солнечной радиации в период созревания и уборки семян пшеницы в пределах выше 290 и до 335 часов в месяц указывает на сильную жизнеспособность гриба в семенах и дополнительный солнечный обогрев их перед посевом соответственно необходим в течение 60—20 часов. Продолжительность же радиации в этот период в пределах до 290 часов и выше 335 часов в месяц определяет слабую жизнеспособность гриба в семенах и дополнительный солнечный обогрев их не нужен.

Литература

Варакин М. П. (1937). Зерно и мука. — Горленко М. В. (1955). Применение солнечной энергии для борьбы с пыльной головней пшеницы. Природа, 11 : 115—116. — Демолон А. (1961). Рост и развитие культурных растений. — Исмайлов Х. А. (1955). Внекорневая подкормка повышает устойчивость пшеницы к поражению желтой ржавчиной. В кн.: Внекорневая подкормка сельскохозяйственных растений : 268—270. — Кожевникова Л. М. (1953). Весеннее облучение семян яровой пшеницы против пыльной головни. Агробиология, 3 : 41—46. — Лысенко Т. Д. (1952). Агробиология. — Наумова Н. А. (1960). О вредоносности желтой ржавчины, заражающей семена пшеницы. Защита растений, 9 : 21—22. — Савоста В. С. (1963). Долгосрочный прогноз желтой ржавчины. Тр. ВИЗР, 18 : 307—315.

г. Новозыбков.

(Получено 6 XII 1963).

УДК 581.3:582.675

И. В. Москов

О РАЗВИТИИ ЗАРОДЫША У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ПЕОНОВ

С 12 рисунками

Своеобразный способ развития зародыша пеонов, впервые открытый М. С. Яковлевым (1951) и Яковлевым и М. Д. Иоффе (1957, 1960, 1961), представляет интерес не только для эмбриологии, но имеет значение и для выяснения систематического положения этого рода. Кроме того, известно, что всякое отклонение от нормальных процессов эволюции дает нам возможность еще глубже проникнуть в их сущность. Оригинальные исследования советских эмбриологов вызвали большой интерес (Cave, Arnott a. Cook, 1961), и на других представителях этого рода были подтверждены сделанные ими наблюдения и выводы. В старой эмбриологической литературе (Schnarf, 1929; Модилевский, 1953; Магешвари, 1954) мы не могли найти почти никаких указаний относительно эмбриологии этого рода.

Наши исследования проводились с видами *Paeonia decora* Anders., *P. corallina* Retz. ($2n=20$) и *P. tenuifolia* L. Материал для исследования первых двух видов собирался в ботаническом саду кафедры ботаники Высшего сельскохозяйственного института им. Г. Димитрова в Софии, а материал по *P. tenuifolia* фиксировался в местах естественного его обитания — на лугах с. Божурище возле Софии.[1]

Были исследованы все фазы развития женского гаметофита, а также и зародыша — от образования археспория до полного формирования зародыша. Бо́льшая часть материала фиксировалась фиксатором Навашина, остальная часть — спиртом. Обработка велась по обычной цитологической методике. Материал, обработанный фиксатором Навашина, окрашивался гематоксилином Гайденгайна, а фиксированный спиртом обрабатывался по методу Унна метилгрюном-пиронином. Исследования проводились в 1957—1959 гг.

Полученные результаты показывают, что формирование археспория у пеона начинается очень рано. Еще до формирования интегументов в многоклеточном нуцеллусе наблюдается несколько археспориальных клеток. В этом отношении наши наблюдения совпадают с наблюдениями Джонсона (Jonsson, 1879/1880, цит. по Schnarf, 1929). Появление археспориальных клеток происходит не одновременно. Прежде всего такие клетки наблюдаются в апикальной части нуцеллуса, позже они появляются в базальной его части. Соответственно такой очередности идет и развитие археспориальных клеток. Оно начинается с верхних клеток в апикальном конце нуцеллуса, после чего наблюдается постепенное активизирование более нижних. Благодаря такой разно-

[1] Отсюда и происходит название этого села: пеон по-болгарски называется божур.

временности в молодых семяпочках в течение продолжительного времени наблюдаются клетки, которые находятся на начальном этапе мейозиса.

Одновременно с формированием археспориальных клеток нуцеллярные клетки над археспорием усиленно делятся, вследствие чего археспориальные клетки оказываются в халазальной части нуцеллуса. Впоследствии, когда в процессе формирования женского гаметофита происходит разрушение нуцеллуса, описанная группа клеток, как отмечают Яковлев и Иоффе (1957), разрушается в последнюю очередь.



Рис. 1. Синхронное деление ядер зародышевых мешков у *Paeonia corallina* Retz.

Формирование женского гаметофита начинается с клеток археспория, находящихся в халазальной части нуцеллуса. Переходя к редукционному делению, они одновременно превращаются в одноядерные зародышевые мешки. Нам приходилось часто наблюдать образование 10—12 таких зародышевых мешков в одной семяпочке. Одновременное образование нескольких зародышевых мешков подтверждается нашими наблюдениями над синхронным делением их ядер (рис. 1). Это показывает, что они находятся под одним и тем же физиологическим воздействием.

Формирование более чем одного зародышевого мешка в семяпочках пеона является характерной особенностью, которой он отличается от остальных растений, размножающихся половым путем. Известно, что амфимиктные растения имеют только по одному зародышевому мешку в семяпочке.

Кроме описанного одновременного формирования множества одноядерных зароды-



Рис. 2. Активизированная клетка нуцеллуса у *Paeonia decora* Anders.



Рис. 3. Образование нескольких зародышевых мешков у *Paeonia corallina* Retz.

шевых мешков, в некоторых случаях наблюдается только один двухъядерный или четырехъядерный зародышевый мешок, возле которого находятся активизированные клетки. На рис. 2 ясно видна одна нуцеллярная клетка, которая по содержанию протоплазмы и по состоянию ядра отличается от остальных таких же клеток. Эта клетка, по всей вероятности, пройдя редукционное деление, разовьется в зародышевый мешок. Возможность редукционного деления соматических клеток указана Христовыми (M. Christoff a. M. A. Christoff, 1948).

Разрастание зародышевых мешков идет по направлению к микропиле. Одновременно с этим делятся и их ядра. Самое усиленное разрастание наблюдается в тот период, когда имеются 4 ядра. Но не все зародышевые мешки достигают полного форми-

рования, по мере развития зародыша число их уменьшается. На четырехъядерной стадии мы наблюдали чаще всего по 4 зародышевых мешка одновременно, а при окончании развития отмечали только 1 или 2 зародышевых мешка. По нашим наблюдениям, число семяпочек, обладающих более чем одним зародышевым мешком, достигает одной трети от общего их числа. Только по одному разу мы наблюдали 3 и 4 вполне развитых зародышевых мешка в одной семяпочке (рис. 3).

Как уже отмечено, археспориальные клетки остаются продолжительное время в стадии, напоминающей синапсис. При изучении более 1500 семяпочек, находящихся в начальной стадии развития, только один раз нам удалось наблюдать фигуры мейозиса в халазальной части нуцеллуса. В этом случае хромосомы были как бы беспорядочно разбросаны и по форме напоминали хромосомы, полученные после гетерозисного деления — короткие, утолщенные и изогнутые. Надо отметить, что такие хромосомы наблюдаются одновременно в нескольких клетках. При изучении метаспорогенеза *Paeonia anomala* L. Яковлев и Иоффе (1960) установили, что к редукционному делению метаспороциты приступают неодновременно.

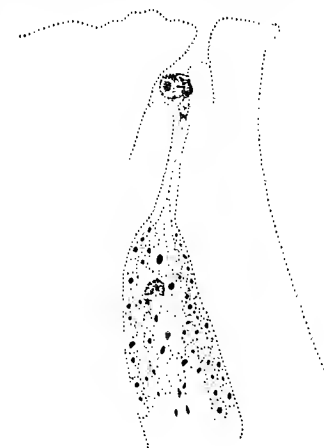


Рис. 4. Яйцевой аппарат в микропиле семяпочки у *P. tenuifolia*.

Несмотря на то обстоятельство, что нуцеллус пеонов многоклеточный—красцинуцеллярный, зародышевые мешки их узкие и длинные. При разрастании зародышевых мешков по направлению к микропиле происходит разрушение клеток нуцеллуса. В некоторых случаях ядра позже развивающихся зародышевых мешков проходят по тому же пути, по которому прошли раньше образованные мешки. В таких случаях формируются «синтетические» (Яковлев и Иоффе, 1961) зародышевые мешки. Расширение зародышевого мешка начинается с микропилярной части, возле формирующегося яйцевого аппарата.

Формирование зародышевого мешка происходит по восьмиядерному типу. Антиподы, как утверждает Хус (Huss, 1906, цит. по Schnarf, 1929), маленькие. Яковлев и Иоффе (1957) наблюдали их при вполне нормальном яйцевом аппарате, готовом к оплодотворению.

В одной семяпочке мы наблюдали яйцевой аппарат на необыкновенном для него месте. Величина этой семяпочки соответствовала величине других семяпочек, в ко-



Рис. 5. Двухъядерное предзародышевое образование у *Paeonia corallina* Retz.

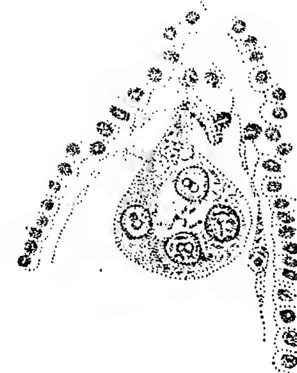


Рис. 6. Четырехъядерное предзародышевое образование у *Paeonia tenuifolia* L.

торых наблюдаются нормально развитые зародышевые мешки, но в ней вместо нормально развитого зародышевого мешка наблюдалась только маленькая полость, расположенная в халазальной части нуцеллуса. В отличие от нормальных зародышевых мешков, имеющих удлиненную форму, упомянутый зародышевый мешок имел сферичную форму и был расположен в том месте, где обыкновенно начинается формирование одноядерных зародышевых мешков. В этой сферической полости расположен яйцевой аппарат и одно большое ядро, по всей вероятности одно из полярных ядер или центральное ядро зародышевого мешка. Расположение клеток не дает основания допустить, что разрез семяпочки поперечный или косой.

При рассматривании препаратов мы очень часто наталкивались на ненормально развитые зародышевые мешки. Иногда приходилось наблюдать сформированные яйцевые аппараты в самом микропиле, и даже над ним (рис. 4). По всей вероятности, это абортированные зародышевые мешки. Интересно отметить, что в этом случае в се-

мяпочке наблюдается, как правило, больше одного зародышевого мешка. Чаще всего отдельные яйцевые аппараты в таких случаях расположены один над другим, из них верхний абортивный.

По нашему мнению, это явление вызывается, по-видимому, энергичной деятельностью ядер зародышевых мешков. Несомненно, что в процессе их образования ядра выделяют ферменты, разрушающие клетки нуцеллуса. В этом случае их действие может быть так велико, что благоприятствует разрушению не только нуцеллярных клеток, но и клеток интегументов в микропилярной их части. Эффективность этой деятельности обязана, по всей вероятности, совместной деятельности многих ядер, принадлежащих к большому числу зародышевых мешков, находящихся в одной семяпочке.

Рис. 7. Развитие предзародышевой массы у *Paeonia tenuifolia* L.

Описанный тип формирования женского гаметофита у пеонов очень напоминает апомиктичное развитие растений, для которого характерны развитие нескольких зародышевых мешков и полиэмбриония. Мы допускаем, что у пеона в некоторых случаях зародышевые мешки формируются из клеток нуцеллуса. Нужно отметить, что в этом случае очень трудно сделать разграничение между клетками нуцеллуса и клетками археспория.

Оплодотворенная яйцеклетка начинает расти, ее ядро делится, но при этом не формируются клеточные перегородки. Уже при первых делениях в протоплазме возникают вакуоли (рис. 5—8), которые при дальнейшем разрастании многоядерной структуры сливаются в одну большую вакуоль. Протоплазма оттесняется вакуолью к периферии, где и располагается в один слой. На этой стадии отдельных клеток еще нет. В начале развития яйцеклетки форма ее остается сферической, но, разрастаясь, предзародышевое новообразование приобретает грушевидную форму; своей узкой стороной оно повернуто к микропиле. Спустя некоторое время происходит разделение этого образования на клетки. При этом оно продолжает расти не только за счет вакуоли, но и за счет увеличения количества протоплазмы и ядер. Разрастание предзародышевого образования и зародыша, образованного из него, протекает по способу, описанному Яковлевым (1951) и Яковлевым и Иоффе (1957).

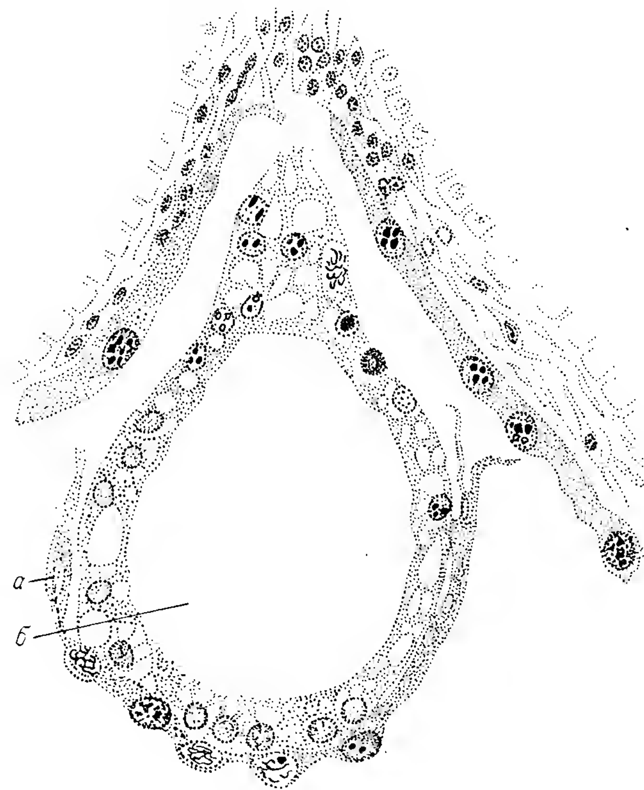


Рис. 8. Развитие предзародышевой массы у *Paeonia corallina* Retz.

Необходимо отметить, что у *Paeonia tenuifolia* установили сжатые предзародышевые образования, как об этом писали Каве и др. (Cave, Arnott a. Cook, 1961). Они принимали это артефактом.

Предзародышевое образование у *Paeonia decora* и *P. corallina* несколько большего размера, чем у *P. tenuifolia*. Другое различие между упомянутыми видами касается времени формирования зародышей. У *P. tenuifolia* во время формирования зародыша эндосперм представляет собою однослойную или двухслойную ядерно-протоплазматическую оболочку, а у видов *P. decora* и *P. corallina* формирование зародышей начинается гораздо позже. У этих видов эмбриогенез начинается тогда, когда эндосперм уже занял весь зародышевый мешок и охватывает со всех сторон предзародышевое образование. В большинстве таких случаев очень трудно разграничить клетки эндосперма от предзародышевого образования.

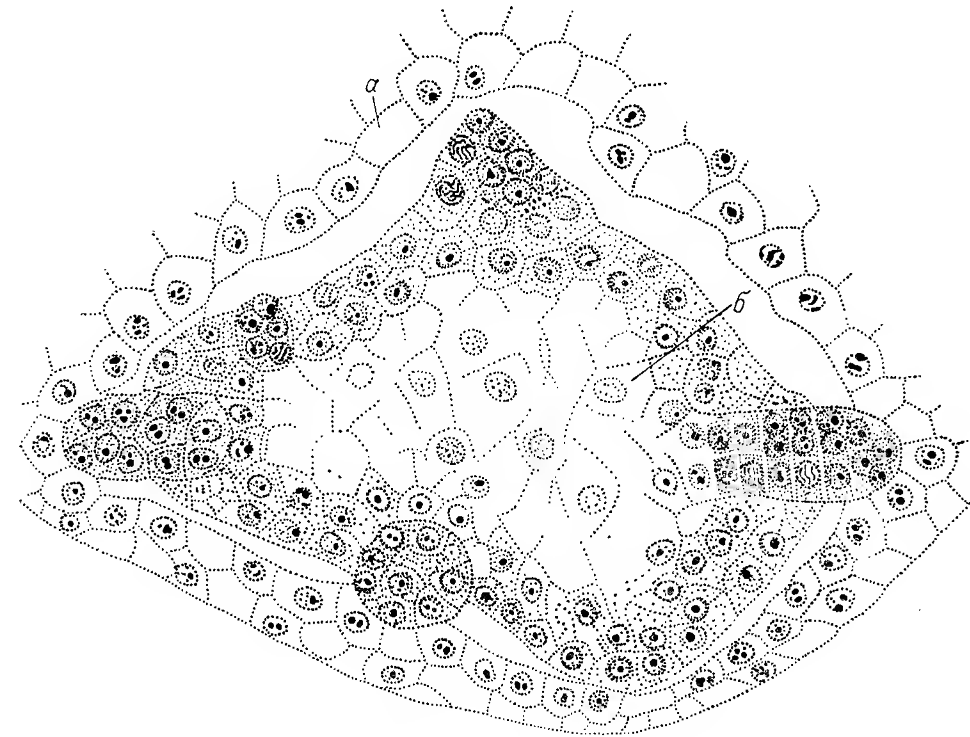


Рис. 9. Предзародышевое образование и формирующийся из него зародыш, находящиеся в разных фазах своего развития.

а — эндосперм; *б* — предзародышевое образование.

Отдельные исследователи по-разному называли сформированную после деления зиготы группу клеток. Яковлев и Иоффе (1961) называют ее ценоцитом, «предзародышевой структурой», или предзародышевым образованием, Мургай (Murgai, 1959, цит. по: Яковлев и Иоффе, 1961) — суспензором, Кавэ (Cave и др., 1961) — проембрио. Нам кажется, что правильнее будет принять название «предзародышевое образование». Остальные названия не соответствуют вполне сущности этого образования. Так, например, термин «ценоцит» — слишком общее наименование и относится ко всем случаям, когда наблюдается скопление протоплазмы и ядер, а название «проембрио» применяется и при нормальном формировании зародыша. Предзародышевое образование хотя и выполняет роль суспензора, но имеет другое назначение.

Формированию зародышей предшествует обогащение некоторых клеток предзародышевого образования зернистой протоплазмой и увеличение ядер. Именно эти клетки и начинают делиться, образуя маленькие бугорки на поверхности упомянутого образования (рис. 9). Эти бугорки образуют в дальнейшем зародыши, которые в начале своего развития напоминают проэмбрио (рис. 10). Большое количество протоплазмы в клетках, дающих начало зародышам, особенно отчетливо заметно на препаратах, окрашенных метилгрюном-пиронином. На таких препаратах ясно видно, что эти клетки, как и развивающиеся из них зародыши, обладают большим количеством рибонуклеиновой кислоты по сравнению с остальными клетками предзародышевого образования.

Несмотря на то что указанное образование начинает формировать множество зародышей, которые могут находиться на разных фазах своего развития (состоят из неодинакового числа клеток), в сформировавшемся семени наблюдается лишь один зародыш.

Обычно предзародышевое образование развивается в зародышевом мешке, находящемся в середине семяпочки, иногда же находится в стороне. Это показывает, что оно происходит от яйцевого аппарата второго зародышевого мешка, который находился

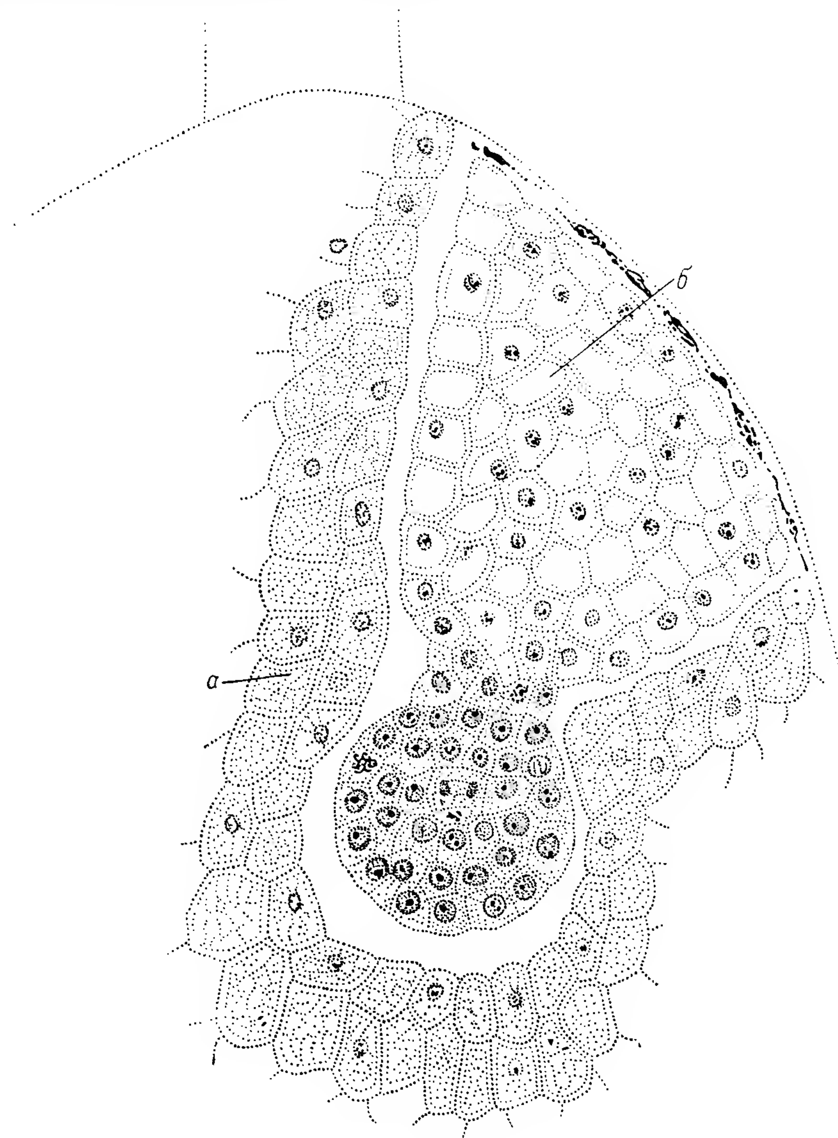


Рис. 10. Молодой зародыш *P. corallina* Retz.
а — эндосперм; *б* — предзародышевая масса.

в этом месте. Мургай (Murgai, 1959) объясняет иным образом формирование зародыша у пеона. Нам не удалось непосредственно познакомиться с этой работой, но мы считаем возражения, сделанные Яковлевым и Иоффе (1961), правильными.

В плодиках пеона насчитывается 10—15 семяпочек, при созревании же семян образуется гораздо меньше. Так, у *P. decora* и *P. corallina* завязывается 4—5 семян, а у *P. tenuifolia* немногим больше, а все остальные семяпочки погибают. При микроскопическом исследовании семяпочек установлено, что в большинстве из них зародышевые мешки дегенерируют. Чаще всего это наблюдается у видов, имеющих хромосомный набор $2n=20$ (*Paeonia decora* и *P. corallina*). При рассматривании крупных семяпочек с размерами, близкими к размерам, обычным для семян видов *P. decora* и *P. corallina*, иногда совсем не удавалось обнаружить предзародышевое образование, зародышевый мешок был выполнен только эндоспермом.

Дегенерацию такого большого числа семяпочек в завязи пеона можно объяснить нарушением протекания эмбриональных процессов. Это в свою очередь, вероятно, обусловлено большой продолжительностью процессов формирования зародыша и его своеобразным развитием.

Изучая эмбриогенез *P. decora* и *P. corallina*, мы в двух случаях наблюдали образования, напоминающие зародыши, но находившиеся в необычных для зародыша местах. В первом случае семяпочка была сравнительно молодая, в микропилярной части был различим зародыш, близкий к дегенерации; мы считаем, что этот зародыш имел адвентивное происхождение. Во втором случае семяпочка достигала размеров нормально развитого семени. Она была выполнена эндоспермом и имела хорошо развитый и дифференцированный зародыш (рис. 11 и 12). У микропиле наблюдалось клеточное тело, которое напоминало нормальный зародыш, находящийся в начальной фазе своего развития. Происхождение этого зародыша осталось пока не выясненным. Вероятно, и он имеет адвентивное происхождение, так как около него не наблюдалось никакой полости (рис. 12).

Рис. 11. Адвентивный (*а*) и легитимный (*б*) зародыши *P. corallina* Retz.

В отношении эндосперма отметим только одну характерную особенность. Опережая деление яйцеклетки, эндосперм быстро нарастает, образуя много ядер и протоплазмы; при этом он сначала имеет вид однослойной ядерно-протоплазменной мембраны, плотно прилегающей к клеткам нуцеллуса. В этот период начинается быстрое разрушение нуцеллярных клеток и быстрое расширение зародышевого мешка. Это говорит о том, что разрастание связано с деятельностью эндоспермальной оболочки. Это состояние эндосперма напоминает описанное нами состояние у видов *Vicia faba* и *Lathyrus variegatus* (Христов и Москов, 1957), что дает основание с еще большей уверенностью подтвердить высказанное нами положение относительно физиологического значения ядерно-протоплазменной мембраны эндосперма для эмбриогенных процессов.



Рис. 12. Адвентивный зародыш *P. corallina* Retz. при большом увеличении.

Отклонение от нормального хода эмбриогенеза, наблюдаемое у пеона, дало основание Яковлеву и Иоффе (1957) критически подойти к систематическому положению этого рода и, с другой стороны, сравнивать эмбриональное развитие голосемянных и покрытосемянных растений, указывая на существующее единство в их развитии. Своеобразие процесса формирования зародыша у пеона не только указывает на единство между голосемянными и покрытосемянными, но мы считаем, что оно вскрывает также и связь между разными способами образования зародыша у покрытосемянных.

Способы образования зародыша у покрытосемянных растений можно разделить на две группы. К первой группе можно отнести образование зародыша в зародышевом мешке независимо от того, является ли последний диплоидным или гаплоидным. Мы считаем, что зародышевый мешок всегда гаметофит, даже в тех случаях, когда он диплоидный. Разграничение на гаметофитное и спорофитное поколения у растений на основе хромосомного числа мы считаем неправильным, так как существуют диплоидные гаметофиты и гаплоидные спорофиты. Единственно правильным критерием для разграничения двух поколений у растений является та функция, которую они выполняют —

гаметофит образует гаметы, а спорофит — споры. При определении поколений по их функциям становится ясно, что и диплоидный зародышевый мешок является гаметофитом, который образует гаметы (известны случаи, когда диплоидная яйцеклетка оплодотворяется). Таким образом, всегда когда зародыш образовался из элементов зародышевого мешка, он по существу образован из гаметофита. В связи с этим эти способы можно объединить под общим наименованием — гаметофитное образование зародыша. В этих случаях он может быть диплоидным, гаплоидным, а также и полиплоидным. Ко второй группе можно отнести образование зародыша у растений вне зародышевого мешка. Сюда относится адвентивная (нуцеллярная) эмбриония, при которой зародыши формируются из клеток нуцеллуса, т. е. спорофита. В таких случаях зародыш обычно диплоидный.

Рассмотренный способ формирования зародыша у пеона на первый взгляд можно отнести к первой группе, исходя из того, что он формируется в зародышевом мешке, т. е. образован из гаметофита. Предшествующее его возникновению предзародышевое образование, развивающееся из зиготы, нельзя считать зародышем, формирование из него клеток зародыша осуществляется в более поздний период; фактически это образование у пеона представляет собою спорофит, который в конце своего развития дает начало зародышу. В данном случае этот способ развития зародыша есть спорофитное образование зародыша в гаметофите.

Кроме описанного Г. Папазовой (1958) переходного состояния между адвентивной эмбрионией и нередуцированным партеногенезом, мы считаем, что и образование зародыша у пеона представляет собою промежуточное звено между гаметофитным и спорофитным образованием зародыша. При этом зародыш образуется в гаметофите, но из спорофитной массы. Мы считаем, что этот способ развития зародыша является важным звеном в существующем единстве процессов размножения в растительном мире.

Литература

Магешвари П. (1954). Эмбриология покрытосемянных. — Модилевский Я. С. (1953). Эмбриология покрытосеменных растений. — Папазова Г. (1958). Върху единството в амопиктните размножителни процеси. Научн. тр. на ВССИ «Г. Димитров», Агр. факульт., V. — Христов М., И. Москов. (1957). Върху смяната на митозиса от амитозис през развитието на нуклеарния ендосперм. Научн. тр. на ВССИ «Г. Димитров», Агр. факульт., IV. — Яковлев М. С. (1951). О единстве эмбриогенеза покрытосеменных и голосеменных растений. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. VII, 2. — Яковлев М. С. и М. Д. Иоффе. (1957). Особенности эмбриогенеза рода *Paeonia*. Бот. журн., 10. — Яковлев М. С. и М. Д. Иоффе. (1960). Матаспорогенезис у *Paeonia* L. В сб.: Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции. — Яковлев М. С. и М. Д. Иоффе. (1961). Дальнейшее изучение нового типа эмбриогенеза покрытосеменных. Бот. журн., 10. — Cave M. S., H. J. Arnott a. S. A. Cook. (1961). Embryogeny in the California peonies with reference to their taxonomic position. Am. Journ. of bot., 48, 5. — Christoff M. a. M. A. Christoff. (1948). Meiosis in the somatic tissue responsible for the reduction of chromosome number in the progeny *Hieracium hoppeanum* Schult. Reprinted from Genetics, 42. — Murgai Prem. (1959). The development of the embryo in *Paeonia*. Phytomorphology, 9, 3. — Schnarf K. (1929). Embryologie der Angiospermen.

Высший сельскохозяйственный
институт им. Георгия Димитрова,
София, Болгария.

(Получено 22 X 1962).

УДК 581.134:633.2

Г. Л. Ремезова

НАКОПЛЕНИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ПРОЦЕССЕ РАЗВИТИЯ ТРАВЯНОГО ПОКРОВА ДУБРАВЫ

Хорошо развитый, ненарушенный травяной покров служит одним из важных диагностических признаков типа леса. В зависимости от особенностей плодородия и водного режима почв травянистая растительность дубравы, представленная характерными неморальными видами, создает своеобразный для данного типа леса и для каждой возрастной стадии покров.

В течение жизни леса травяной покров все время претерпевает изменения, обусловленные, с одной стороны, формированием древостоя и подлеска и их изреживанием с возрастом леса, с другой стороны, колебанием погодных условий в отдельные вегетационные периоды. Эти изменения выражаются в поочередном преобладании одних видов над другими, усложнении строения с образованием надземной и подземной ярусности и накоплении различной по весу зеленой массы.

Травяной покров наряду с другими компонентами лесного сообщества участвует в общем круговороте веществ, оказывая непосредственное воздействие на почву леса, внося в нее после отмирания значительные количества азота и зольных элементов. Ежегодно освобождающиеся после разложения отмерших травянистых растений и поступающие в почву азот и зольные элементы увеличивают ее плодородие и частично возмещают то количество питательных элементов, которое было взято из почвы в процессе развития лесного сообщества.

Характерная особенность травяного покрова дубрав, заключающаяся в смене фаз вегетации растений — ранневесенней, образованной эфемероидами, и летней, состоящей из широкотравья, дает возможность лесным растениям наиболее полно использовать разнообразие экологических условий лесного биогеоценоза и обеспечивает возврат в почву питательных элементов не только осенью, но и в весенний период при отмирании надземных частей эфемероидов.

Приспособления травянистых растений к условиям среды и ритм их сезонного развития были исследованы А. В. Кожевниковым (1929, 1931, 1937), О. В. Саркисовой-Федоровой (1929), В. В. Сахаровой (1940), И. Г. Серебряковым (1947, 1949, 1962), А. П. Петровым (1954а, 1954б). Изменения травяного покрова, обусловленные возрастом древостоя, частично освещены в работах М. И. Сахарова (1948, 1951), А. А. Матвеевой (1954), Г. Л. Ремезовой (1957).

Как было выяснено (Ремезова, 1957), состав и строение травяного покрова дубравы изменяются с возрастом леса. Для осоково-снытевой дубравы (Quercetum caricoso-aegopodiosum), на темно-серых лесных суглинистых почвах, серых и серо-бурых лесных супесчаных почвах, подстилаемых суглинком с глубины 1—1.5 м, для возрастной серии, составляющей единый ряд развития, характерны следующие особенности строения травяного покрова: 1) для молодняков (10—20 лет) обычна сильная изреженность травяного покрова, преобладание среди других дубравных видов звездчатки *Stellaria holostea* и отсутствие ярусного распределения растений; 2) для жердняков (25—40 лет) типично образование сплошного травостоя с хорошо выраженной надземной и подземной ярусностью и с господством осоки *Carex pilosa*; 3) в приспевающих насаждениях наблюдается значительное участие сныти в травостое, но господство остается еще за осокой волосистой; 4) в спелых и перестойных насаждениях (80—250 лет) создается уже характерный для данного типа леса покров с преобладанием сныти *Aegopodium podagraria*, сложной зависимостью между видами и между ярусами лесного сообщества.

Специальные исследования, проведенные в Воронежском заповеднике (Усмавский лесной массив, Воронежская обл.) в течение 8 лет (1952—1959 гг.) на постоянных пробных площадях, заложенных в дубняке осоково-снытевом (Quercetum caricoso-aegopodiosum) на серо-бурой лесной супесчаной почве, позволили выявить не только возрастные, но и сезонные колебания в развитии травяного покрова и накоплении органической массы, связанные с изменением погодных условий в отдельные вегетационные периоды (Ремезова, 1961). На четырех пробных площадях, представляющих

ТАБЛИЦА 1

Количество азота и зольных элементов, освобождающихся при разложении надземных частей эфемероидов (в кг/га); по данным Э. М. Шмуровой

Возраст леса (лет)	N	K	Ca	P	Mg	Si	Al	S	Fe	Общая масса в воздушно-сухом состоянии (в кг/га)
19	6.8	14.78	3.57	1.13	1.08	0.56	0.53	0.28	0.14	350
53	3.9	8.05	1.86	0.61	0.54	0.28	0.26	0.16	0.07	190
98	3.9	8.05	1.86	0.61	0.54	0.28	0.26	0.16	0.07	190
135	9.0	18.10	4.36	0.39	1.33	0.61	0.63	0.36	0.21	430

ТАБЛИЦА 2

Количество азота и зольных элементов, освобождающихся при разложении надземных частей широкотравья (в кг/га); по данным Э. М. Шмуровой

Возраст леса (лет)	N	K	Ca	P	Mg	Si	Al	S	Fe	Общая масса в воздушно-сухом состоянии (в кг/га)
19	4.0	7.97	1.93	0.61	0.54	0.75	0.26	0.16	0.07	188
53	7.3	14.44	3.50	1.13	1.08	1.40	0.53	0.28	0.14	343
98	4.3	8.63	2.07	0.65	1.08	0.84	0.32	0.16	0.07	204
135	3.6	7.06	1.71	0.57	0.48	0.70	0.26	0.12	0.07	168

возрастную серию с древостоем в 18, 52, 97 и 134 года, были заложены по 10 однометровых площадок для учета травяного покрова. Сравнение развития отдельных видов и количества общей надземной массы было проведено в 4-кратной повторности в средние по метеорологическим показателям 1952 и 1953 гг., сильно влажный 1958 и очень сухой 1959 г. Учет широкотравья был проведен в августе—начале сентября каждого года исследований, учет эфемероидов — в начале мая 1953 г.

За период исследований на пробных площадях произошли значительные изменения в древостое, что выразилось в убыли стволов за счет изреживания древостоя, но в то же время и в увеличении размера каждого дерева, что привело, в общем, к небольшому изменению степени сомкнутости крон насаждений.

ТАБЛИЦА 3

Изменение массы широкотравья (в воздушно-сухом состоянии), в различные годы в возрастной серии дубняка осоково-снытевого (в кг/га)

Год исследований	18—25 лет	52—59 лет	97—104 года	134—141 год
1952	190	230	270	170
1953	188	343	204	168
1958	330	350	—	300
1959	200	270	260	110

Первый эфемероид — пролеска сибирская *Scilla sibirica* появляется в начале апреля по проталинам у стволов деревьев и на южных склонах. В зависимости от температуры воздуха ее массовое цветение растягивается от первых чисел апреля до первой половины мая. К концу апреля вся почва дубравы покрывается не только пролеской сибирской, но и другими эфемероидами, у которых отчетливо выражена последовательность цветения. Вслед за пролеской и гусиными луками *Gagea lutea*, *G. minima* зацветают лиловая и белая хохлатки *Corydalis marschalliana* и *C. halleri*. На сырых местах сплошные желтые пятна образует цветущий чистяк *Ficaria verna*, а в канавах и многочисленных лужах — калужница *Calta palustris*. В последних числах апреля—начале мая, когда начинают отцветать пролеска, гусиные луки и хохлатки, повсюду распускается ярко-желтая ветреница *Anemone ranunculoides* и раскрываются светло-сиреневые соцветия зубянки *Dentaria bulbifera*. В это же время зацветает *Primula officinalis*. К середине мая образуются плоды и семена, надземные части эфемероидов засыхают.

Как показали исследования, видовой состав, обилие и общая масса эфемероидов не зависят от возраста леса. Надземные части эфемероидов обладают довольно большой массой, которая в 19- и 135-летних насаждениях составляет 350 и 430 кг/га, в то время как в 53- и 98-летних дубняках она меньше, по 190 кг/га в каждом возрасте.

После отмирания сочные надземные части эфемероидов быстро разлагаются и в почву в начале лета поступают азот и другие питательные элементы.

Количество поступающих в почву питательных элементов, как видно из табл. 1, зависит от общей органической массы.

Больше всего надземными частями эфемероидов в почву вносится калия, количество которого составляет 18—8 кг/га; на втором месте стоит азот — 9—4 кг/га; на третьем — кальций, которого поступает 4—2 кг/га; затем идут фосфор и магний, количество которых составляет 1—0.5 кг/га; кремния и алюминия вносится в почву всего около 0.5 кг/га или немного больше, а серы и железа еще меньше — 0.3—0.1 кг/га. Эти элементы сразу же могут быть использованы другими растениями.

Со второй половины мая в дубравах формируется летний широкотравный покров. Еще в начале мая начинают раскрываться бутоны весеннецветущих видов широкотравья: медуницы *Pulmonaria obscura*, осоки *Carex pilosa*, копытня *Asarum europaeum*, чины *Lathyrus vernus*, звездчатки *Stellaria holostea* и ясменника *Asperula odorata*. Их вегетативные побеги полностью формируются после цветения и лишь к концу мая. Часть видов травяного покрова, такие как купена *Polygonatum multiflorum*, чистец *Stachys silvatica*, колокольчик *Campanula trachelium*, бор развесистый *Milium effusum* и некоторые другие цветут летом под тенистым пологом деревьев. Сныть обычно цветет лишь по окнам и просекам, так как под густым пологом леса она размножается только вегетативно. Если эфемероиды вносят в почву азот и зольные вещества в начале лета, то питательные элементы, вносимые широкотравьем, поступают в почву осенью и зимой (табл. 2).

Так же как и эфемероидами, широкотравьем больше всего вносится в почву калия — 14—7 кг/га, затем азота — 7—4 кг/га; кальций стоит на третьем месте и количество его составляет 3.5—2 кг/га; кремния поступает 1.5—1 кг/га, фосфора и магния всего по 1—0.5 кг/га; алюминия 0.5—0.2 кг/га, железа и серы вносится по 0.2—0.07 кг/га. За весь вегетационный период травяной покров накапливает, а затем отдает почве значительные количества питательных элементов. Их вносится в почву тем больше, чем больше общая масса травяного покрова. Калия за год (исследования проводились в средний по увлажнению 1953 г.) поступает в почву 25—17 кг/га, азота 13—8 кг/га,

ТАБЛИЦА 4

Изменение числа побегов (шт/м²) и массы широкотравья (в воздушно-сухом состоянии, г/м²) в возрастной серии дубняка осоково-снытевого

Виды	18—25 лет						52—59 лет					
	1952 г.		1958 г.		1959 г.		1952 г.		1958 г.		1959 г.	
	число побегов	масса	число побегов	масса	число побегов	масса	число побегов	масса	число побегов	масса	число побегов	масса
Aegopodium podagraria	10.8	2.7	19.7	6.6	8.4	5.2	30.3	5.0	32.4	11.3	9.3	5.4
Carex pilosa	30.8	9.3	57.5	19.1	28.9	11.7	49.3	13.2	31.2	8.6	21.8	15.0
Stellaria holostea	34.6	3.4	22.7	3.1	4.7	1.1	12.5	1.7	12.9	1.4	11.0	1.1
Pulmonaria obscura	3.6	0.5	1.9	1.5	2.3	1.0	7.0	0.9	7.4	3.8	1.9	1.0
Asarum europaeum	—	—	—	—	—	—	5.3	0.6	5.6	1.4	1.9	0.7
Viola mirabilis	—	—	1.0	0.3	0.5	0.1	0.5	0.1	0.8	0.2	4.2	1.0
Geum urbanum	—	—	—	—	—	—	1.1	0.2	—	—	—	—
Lathyrus vernus	—	—	—	—	—	—	1.7	0.8	1.3	1.2	2.4	1.2
Polygonatum multiflorum	—	—	—	—	0.1	0.1	0.3	0.1	0.2	0.8	—	—
Asperula odorata	—	—	—	—	—	—	0.3	0.1	31.2	6.2	7.6	1.8
Milium effusum	—	—	—	—	—	—	1.6	0.4	—	—	0.4	0.1
Glechoma hederacea	5.0	1.2	3.6	0.8	1.7	0.3	—	—	—	—	—	—
Mercurialis perennis	3.8	0.9	4.3	2.0	0.8	1.0	—	—	—	—	—	—
Lamium maculatum	0.3	0.3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Urtica dioica	0.3	0.4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Taraxacum officinale	0.1	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Rubus saxatilis	—	—	—	—	—	—	—	—	0.1	0.4	—	—
Stachys silvatica	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Veronica chamaedris	1.0	0.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gagea lutea	—	—	—	—	—	—	—	—	0.1	—	—	—
Число побегов и масса	90.3	19.0	110.7	33.4	47.4	20.5	109.9	23.1	123.2	35.3	60.5	27.3
Общая степень покрытия почвы травяным покровом (%)	50.0	—	70.0	—	60.0	—	70.0	—	90.0	—	80.0	—

Виды	97—105 лет						134—141 год					
	1952 г.		1958 г.		1959 г.		1952 г.		1958 г.		1959 г.	
	число побегов	масса	число побегов	масса	число побегов	масса	число побегов	масса	число побегов	масса	число побегов	масса
Aegopodium podagraria	34.8	8.4	17.9	3.2	13.6	3.7	30.4	11.9	44.3	26.9	20.8	8.2
Carex pilosa	17.1	4.5	10.3	2.8	16.4	5.6	—	—	—	—	—	—
Stellaria holostea	39.7	5.9	13.7	1.9	15.2	3.0	20.6	3.0	9.1	1.4	4.2	0.9
Pulmonaria obscura	6.1	2.5	3.8	2.1	2.9	1.6	5.4	1.5	1.2	0.1	1.3	0.4
Asarum europaeum	1.5	0.4	1.6	0.3	4.1	10.0	2.0	0.3	—	—	0.1	0.1
Viola mirabilis	2.5	0.5	0.2	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—
Geum urbanum	0.7	0.1	—	—	0.1	0.1	—	—	0.2	0.4	0.3	0.2
Lathyrus vernus	5.0	5.1	1.6	0.6	1.9	1.3	—	—	—	—	—	—
Polygonatum multiflorum	0.2	0.1	—	—	0.1	0.1	—	—	—	—	—	—
Asperula odorata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Milium effusum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Glechoma hederacea	—	—	—	—	—	—	0.2	0.1	—	—	1.0	0.2
Mercurialis perennis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Lamium maculatum	—	—	—	—	—	—	0.2	0.1	—	—	0.2	0.1
Urtica dioica	—	—	0.1	0.2	—	—	0.3	0.1	—	—	0.3	0.5
Taraxacum officinale	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Rubus saxatilis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Stachys silvatica	—	—	—	—	0.5	0.4	—	—	—	—	—	—
Veronica chamaedris	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gagea lutea	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Число побегов и масса	107.6	27.5	49.2	11.2	54.8	25.8	57.8	17.0	54.8	29.7	28.2	10.6
Общая степень покрытия почвы травяным покровом (%)	90.0	—	60.0	—	80.0	—	80.0	—	90.0	—	70.0	—

кальция 6—4 кг/га, фосфора, магния и кремния по 1—0.6 кг/га, железа поступает 1—0.3 кг/га, а серы 0.5—0.3 кг/га.

Во влажные годы в условиях лесостепи общая масса травяного покрова дубравы резко возрастает, что ведет к увеличению количества питательных элементов, поступающих в почву, в то время как в засушливые годы общая надземная масса травостоя падает и в почву вносится соответственно меньше элементов питания растений, чем в средневлажненные годы[1] (табл. 3).

В различных возрастах леса увеличение массы отдельных видов, слагающих травостой, происходит непропорционально увеличению количества осадков, хотя во влажные годы все виды обнаруживают стремление к разрастанию. Разрастание видов приводит к усилению влияния видов друг на друга и одним видам приходится испытывать возросшее конкурентное влияние со стороны других видов (табл. 4).

Поэтому в молодняках, где травяной покров еще не сложился и разомкнут и влияние видов друг на друга мало, во влажные годы происходит разрастание всех видов, увеличение их массы и числа побегов, что приводит к смыканию куртин отдельных видов и образованию сплошного покрова. В засушливые годы, наоборот, размер куртин видов сокращается и травяной покров становится снова разомкнутым. В средневозрастных и спелых лесах при сплошном травяном покрове, в котором хорошо выражено ярусное распределение видов, тенденция всех видов к разрастанию приводит к усилению взаимовлияния видов друг на друга и господству растений, особенно сильно реагирующих на увеличение влажности почвы и воздуха, — сныти и ясменника душистого. Увеличение числа побегов и надземной массы этих видов подавляет развитие других видов — осоки волосистой и звездчатки ланцетолистной, что вызывает падение их общей надземной массы, измельчание и сокращение числа побегов. В засушливые годы, наоборот, из-за недостатка влаги снижается развитие сныти и ясменника, их подавляющее воздействие ослабевает и число побегов и масса осоки волосистой и звездчатки ланцетолистной (а также некоторых других видов) возрастают. Поэтому во влажные годы в составе травостоя дубравы увеличивается значение сныти и ясменника, а в засушливые — осоки и звездчатки.

Данные анализа показали (табл. 5), что сныть особенно богата калием (6.23%), но по содержанию азота (1.51%) стоит на последнем месте, после копытеня, осоки волосистой, ясменника и звездчатки ланцетолистной. В большем количестве, чем другие виды, сныть содержит в себе, кроме калия, также и фосфор (0.4%). Осока волосистая больше всего содержит калия (4.37%), затем азота (1.94%) и больше, чем другие виды,— кремния (0.82%). Звездчатка ланцетолистная, так же как и другие виды широкотравья, особенно богата калием (5.08%), а по содержанию остальных элементов занимает среднее место. По содержанию элементов в копытене после калия (5.82%) второе место занимает азот (3.18%), на третьем месте стоит кальций (2.17%). В ясменнике душистом также после калия (4.47%) второе место занимает кальций (2.20%), много содержится кремния (0.81%), почти столько же, сколько в осоке волосистой.

ТАБЛИЦА 5

Содержание азота и зольных элементов в широкотравье (в процентах на высушенное при 100° вещество); по данным Е. М. Самойловой

Растения	N	K	Ca	P	Mg	Si	Al	S	Fe	Mn
Сныть	1.51	6.23	1.09	0.40	0.32	0.38	—	0.15	0.08	0.020
Осока волосистая	1.94	4.37	0.53	0.25	0.17	0.82	—	0.29	0.03	0.023
Звездчатка ланцетолистная	1.78	5.00	0.79	0.32	0.32	0.47	—	0.20	0.03	0.108
Копытень	3.18	5.82	2.17	0.24	0.46	0.40	—	0.12	0.05	0.035
Ясменник	1.91	4.47	2.20	0.24	0.32	0.81	—	0.15	0.065	0.024

Таким образом, во влажные годы, когда усиливается господство сныти и ясменника, в почву больше поступает калия, кальция и фосфора, а в засушливые годы, при разрастании осоки волосистой и звездчатки, почва получает бо́льшие количества азота и кремния, чем в средние по погодным условиям годы.

Так же как и на увеличение влажности, все виды дубравного широкотравья положительно реагируют на возрастание питательных веществ в почвах. Под осинник, возникший на месте вырубленного дубняка осоково-снытевого, на серо-бурой супесчаной почве, подстилаемой суглинком на глубине 1.5 м, где травяной покров состоял из типичных дубравных видов, были внесены удобрения.[2] На пробную площадь были

[1] Это явление особенно четко выражено в спелых насаждениях, где травяной покров вполне сложился; в более молодых насаждениях общая масса травостоя в засушливые годы может быть близка к массе, продуцируемой в годы со средним увлажнением, что объясняется быстрым развитием травяного покрова в молодых возрастах.

[2] Удобрения были внесены ст. научным сотрудником заповедника М. П. Скрябиным в 1954 г. Внесение удобрений вызвало не только изменение в травяном покрове, но прежде всего значительное увеличение прироста осины по высоте и по объему.

внесены удобрения NPK из расчета действующего начала: азота 200 кг/га, фосфора 100 кг/га и калия 200 кг/га. В июне 1954 г. были сплошь по поверхности почвы без заделки рассыпаны калий в виде хлористого калия и фосфор в виде суперфосфата, а в августе — азот в виде азотнокислого аммония.

Травяной покров на пробной площади, где были внесены удобрения, и на площади без удобрений (в контроле) был исследован во влажном 1958 году и в сухом 1959 году.

На площади, где были внесены удобрения, травяной покров уже на глаз отличался большей густотой и более яркой зеленой окраской. Степень покрытия почвы составляла 90%, в то время как на контрольной площади — всего лишь 70%.

На 4-й год после внесения удобрений значительно изменилось соотношение травянистых видов и их жизненность (табл. 6).

ТАБЛИЦА 6

Обилие,[1] среднее количество побегов (шт/м²) и масса широкотравья (в воздушно-сухом состоянии, в г/м²) на площадях без удобрений и с удобрениями

Виды	1958 г. (влажный)						1959 г. (сухой)			
	без удобрений			с удобрениями			без удобрений		с удобрениями	
	обилие	число побегов	масса	обилие	число побегов	масса	число побегов	масса	число побегов	масса
Aegopodium podagraria	cop.1	24.4	5.3	cop.3	55.7	14.0	4.8	2.0	13.6	6.0
Carex pilosa	cop.2	36.4	11.8	sp.	10.0	2.3	16.9	1.3	6.8	3.1
Asarum europaeum	sp. gr	7.8	1.7	cop.2 gr.	21.9	5.6	3.2	0.5	15.3	5.2
Stellaria holostea	sp.	29.4	5.0	cop.2	45.0	7.9	15.8	2.0	19.1	1.3
Polygonatum multiflorum	sol.	0.3	0.1	sp.	—	—	—	—	—	—
Pulmonaria obscura	sp.	0.6	0.2	sp.	2.3	1.0	0.6	0.3	3.5	1.0
Viola mirabilis	sp.	5.2	1.1	sp.	1.4	0.2	0.8	0.3	0.9	0.1
V. odorata	sol.	0.3	0.02		—	—	—	—	—	—
Melica nutans	sol.	4.5	0.4	sol.	—	—	0.7	0.1	—	—
Lathyrus vernus	sp.	5.0	1.5	sp.	2.4	0.3	3.2	1.4	1.0	0.3
Veronica chamaedrys	sol.	1.7	0.2	sol.	0.8	0.1	—	—	—	—
Rubus saxatilis	sol.	0.5	0.2	sol.	0.3	0.2	—	—	—	—
Fragaria vesca	sol.	1.3	0.2	sol.	0.2	0.1	—	—	—	—
Convallaria majalis	sol.	0.6	0.2	sol.	0.4	0.1	—	—	—	—
Poa nemoralis	sol.	0.2	0.02		—	—	—	—	—	—
Glechoma hederacea	sp. gr.	1.4	0.1	sp. gr.	3.8	0.8	0.9	—	—	—
Galium boreale	—	—	—	sol.	0.2	0.01	—	—	—	—
Majanthemum bifolium	—	—	—	sol.	0.1	0.01	—	—	—	—
Geum urbanum	—	—	—	sol.	0.2	0.5	—	—	0.1	—
Число побегов и масса	—	120.6	28.8	—	144.7	33.2	46.9	7.9	60.3	17.9

Особенно сильно по удобренному фону разрослась требовательная к калийному и фосфорному питанию сныть. Темно-зеленые пластинки ее листьев сплошь покрывали почву и были значительно крупнее, чем на контрольной площади, местами она цвела под пологом леса. Звездчатка ланцетолистная, получив дополнительные количества азота, фосфора и калия, занимала все пространство под снытью, распределяясь довольно равномерно по пробной площади. Копытень, которого было сравнительно мало до внесения удобрений, бурно реагировал на увеличение питательных элементов, особенно на увеличение азота,[2] к которому он требовательнее, чем другие виды. Его побеги с темно-оливковыми крупными листьями образовывали большие латки на пробной площади. После внесения удобрений увеличилась масса также и других видов.

Интересно отметить тот факт, что количество осоки волосистой сократилось после внесения удобрений. В то время как показатель обилия всех остальных видов возрос или остался без изменения, у осоки волосистой он оказался значительно меньшим.

Это явление следует объяснить подавлением осоки волосистой сильно разросшимися снытью и другими растениями, так же как это происходит в очень влажные годы.

[1] Обилие дано по шкале Друде.

[2] Этим, по-видимому, объясняется часто наблюдающееся разрастание копытеня при выпасе в лесу. На выпасаемых участках он получает дополнительные количества азота, но вместе с тем он довольно устойчив к умеренному вытаптыванию, чего не переносят другие виды.

Однако при внесении удобрений разрастание сныти и подавление осоки волосистой наблюдается не только во влажный, но и в засушливый год.

После внесения удобрений значительно возросла общая масса травяного покрова. Во влажный год она составляла 331 кг/га, в то время как на контрольной площади масса травостоя была равна 280 кг/га. В засушливый 1959 год на обеих площадях общая масса травяного покрова резко сократилась, но все же на площади с удобрениями она достигала 173 кг/га, а на площади без удобрений было учтено всего 79 кг/га.

Таким образом, развитие травяного покрова дубравы тесно связано с количеством питательных элементов, находящихся в почве, а также с ее влажностью. Господство осоки волосистой в травяном покрове дубравы на стадии жердняка (30—40 лет), т. е. в периоде (как показано работами Н. П. Ремезова и других) максимального потребления элементов питания древостоем, обусловлено перехватом питательных элементов деревьями и нехваткой их для развития и господства сныти.

В период, когда возврат элементов питания древостоем увеличивается (в насаждениях 50—60 лет), возрастает участие сныти и она начинает подавлять развитие осоки волосистой. К спелому возрасту древостоя (80—100 лет), когда уже значительно большие количества элементов питания поступают в почву, устанавливается полное господство сныти в травяном покрове с колебаниями ее количества в ту или иную сторону во влажные и в засушливые годы. В молодняках, чрезвычайно сильно сомкнутых, недостаточное сложение и развитие травяного покрова обусловлено, по-видимому, прежде всего очень большим затенением под пологом леса.

Литература

К о ж е в н и к о в А. В. (1929). К фитосоциологической характеристике липовой дачи 38 кв. Погонно-Лосиного острова. Тр. по лесн. оп. делу Центр. лесной опытн. ст., 6. — К о ж е в н и к о в А. В. (1931). О перезимовке и ритме развития весенних растений липового леса. Бюлл. МОИП, 34, 1—2. — К о ж е в н и к о в А. В. (1937). Весна и осень в жизни растений. — М а т в е е в а А. А. (1954). Изменения травяного покрова в зависимости от типов леса, условий местообитания и возраста древостоев. Сообщения Инст. леса АН СССР, 3. — П е т р о в А. П. (1954а). Отношение растений травяного покрова дубрав к некоторым факторам плодородия почвы. ДАН, 97, 2. — П е т р о в А. П. (1954б). Отношение к свету и почвенной влаге растений травяного покрова дубрав. ДАН, 97, 1. — Р е м е з о в Н. П. (1961). Итоги изучения взаимодействия дубового леса с почвой. Тр. Воронежск. госзаповедн., XIII. — Р е м е з о в Н. П. (1962). Динамика взаимодействия широколиственного леса с почвой. В сб.: Проблемы почвоведения. — Р е м е з о в Н. П., Л. Н. Б ы к о в а, К. М. С м и р н о в а. (1959). Биологический круговорот азота и зольных элементов в лесах Европейской части СССР. — Р е м е з о в а Г. Л. (1957). Изменение травяного покрова в дубовом лесу в связи с возрастом древостоя. Тр. Инст. леса АН СССР, XXXIII. — Р е м е з о в а Г. Л. (1959). Типы леса Воронежского заповедника. Тр. Воронежск. госзаповедн., 8. — Р е м е з о в а Г. Л. (1961). Особенности развития травяного покрова дубравы. Тр. Воронежск. госзаповедн., XIII. — С а р к и с о в а - Ф е д о р о в а О. В. (1929). К биологии травяного покрова еловых лесов. Очерки по фитосоциологии и фитогеографии. — С а х а р о в М. И. (1948). Изменение лесного биогеоценоза в связи с возрастом древостоя. ДАН, IX, 8. — С а х а р о в М. И. (1951). О зависимости развития лесных травянистых растений от условий обитания. Сб. научн. тр. Инст. биолог. АН БССР, II. — С а х а р о в а В. В. (1940). Опыт исследования динамики травяного покрова в серии типов леса Tiliosa. Тр. Брянск. лесн. инст., IV. — С е р е б р я к о в И. Г. (1947). О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов. Вестн. Моск. унив., 6. — С е р е б р я к о в И. Г. (1949). Структура и ритм в жизни цветковых растений. Бюлл. МОИП, IV, 1. — С е р е б р я к о в И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. — Ш м у р о в а Э. М. (1954). Зависимость между бонитетом дуба и содержанием в почве элементов питания. Тр. Воронежск. госзаповедн., I.

Воронеж.

(Получено 30 I 1963).

УДК 539.16:582.287.

Н. Н. Алфимов, П. Н. Яговой, Н. П. Лесновская

МАТЕРИАЛЫ К ХАРАКТЕРИСТИКЕ ЕСТЕСТВЕННОЙ РАДИОАКТИВНОСТИ ШЛЯПОЧНЫХ ГРИБОВ

Растительные организмы усваивают из почвы, воды и атмосферного воздуха как стабильные, так и нестабильные (радиоактивные) изотопы. Наличие радиоактивных изотопов во внешней среде обусловлено тем, что они постоянно возникают в природе благодаря ядерным реакциям и радиоактивному распаду, а некоторые долгоживущие радиоизотопы образовались около двух миллиардов лет назад. Кроме того, в последние десятилетия во внешнюю среду непрерывно поступают радиоактивные продукты, которые образуются в результате экспериментальных взрывов ядерного оружия и применения атомной энергии в различных областях человеческой деятельности.

Радиоактивные изотопы, которые образовались в природе без участия человека в результате ядерных реакций и радиоактивного распада, носят, как известно, название естественнорадиоактивных изотопов, а активность, которую приобретают организмы благодаря усвоению естественнорадиоактивных изотопов, называется естественной радиоактивностью. Естественная радиоактивность в основном обусловлена урановым, актиноурановым и ториевым радиоактивными семействами, а также такими одиночными радиоактивными элементами, как калий, рубидий, самарий, неодим, рений, лютеций. Из этих элементов наиболее важным в радиоактивном отношении является калий (Даниловни, 1952; Белоусова, Штуккенберг, 1961).

Радиоактивность калия обусловлена наличием в его составе радиоактивного изотопа K^{40}. Нир (Nier, 1950, цит. по Даниловичу, 1952) масс-спектрометрическим путем установил, что в обычном калии содержится $0.0119 \pm 0.0001\%$ калия-40. Калий-40 имеет период полураспада 1.31×10^9 лет, распад его на 88% состоит в испускании бета-частиц с энергией 1.325 Мэв (Баранов, 1957). Хотя роль и значение радиоактивного калия, как и других естественнорадиоактивных элементов, в жизни растений и животных изучены еще недостаточно, тем не менее анализ имеющихся по этому вопросу данных позволил А. А. Дробкову (1958) прийти к заключению о положительном действии естественной радиоактивности на физиологические процессы.

Было бы неверно рассматривать изучение естественной радиоактивности растений только как биологическую проблему. Материалы по естественной радиоактивности различных объектов необходимы также для правильной организации санитарно-радиологического контроля за внешней средой (Марей, 1958 : 4). Таким образом, сведения о естественной радиоактивности имеют в настоящее время не только теоретическое, но и важное практическое значение, и этот вопрос привлекает к себе внимание многих исследователей.

В последних сводках, посвященных проблемам естественной радиоактивности (Дробков, 1958; Белоусова и Штуккенберг, 1961), приводятся сведения о естественной радиоактивности многих растений и продуктов питания растительного происхождения. Однако в них отсутствуют данные о естественной радиоактивности шляпочных грибов. Между тем шляпочные грибы являются весьма распространенным продуктом питания. По данным Б. П. Василькова (1959), ежегодный запас грибного сырья достигает в СССР 5 млн т.

Мы поставили перед собой задачу получить материалы, характеризующие естественную радиоактивность шляпочных грибов. Грибы для исследования собирались в сентябре—октябре 1961 г. в окрестностях Ленинграда. При этом были изучены следующие виды шляпочных грибов: красный мухомор *Amanita muscaria* (Fr.) Hook., белый гриб *Boletus edulis* Fr., осиновик *B. versipellis* Fr., лисичка *Cantharellus cibarius* Fr., горькушка *Lactarius rufus* (Fr.). Fr., сыроежка *Russula* sp.

Каждый вид грибов брали для анализа в количестве не менее 20 экз. После определения видовой принадлежности (Васильков, 1948) грибы очищали от посторонних включений, шляпки отделяли от ножек, и материал высушивали в сушильном шкафу при температуре 60—70° до воздушно-сухого состояния. Высушенный материал размельчали до такой степени, чтобы он целиком проходил сквозь сито с диаметром ячеек в 1 мм.

Радиоактивность измельченного материала определяли по методу бумажных кювет с использованием счетчиков СТС-6 (Инструктивно-методические указания, 1960). Затем материал озоляли при температуре темно-красного каления и определяли активность золы с помощью торцового счетчика МСТ-17. Все радиометрические исследования производились методом относительного счета с использованием калиевых эталонов. Заданная относительная точность счета была равной 5% (Метод меченых атомов в биологии, 1955). В золе определяли также количество калия кобальтнитритным методом (Ермаков, Арасимович и др., 1952 : 482—484) и рассчитывали активность, обусловленную содержанием калия-40.

Таким образом, активность собранных грибов определялась тремя способами: 1) методом кювет, когда материал находился в воздушно-сухом состоянии; 2) методом озоления материала (по активности золы) и 3) расчетным методом по содержанию калия.

В табл. 1 приводятся результаты определений активности, полученные при параллельных исследованиях указанными тремя способами различных частей плодовых тел грибов. Активность рассчитывалась в кюри на 1 кг абсолютно сухого вещества.

И. М. Белоусова и Ю. М. Штуккенберг (1961) указывают, что естественная бета-активность растений колеблется в пределах от 7.8×10^{-9} до 12.3×10^{-8} кюри/кг. Как видно из табл. 1, найденная нами величина бета-активности различных видов шляпочных грибов не выходит за пределы этих величин. Оценивая данные, приведенные в табл. 1 в качественном отношении, следует отметить, что наибольшая активность у всех проб была обнаружена при исследовании материала в воздушно-сухом состоянии (способ № 1). Наименьшие же величины были получены третьим способом — при расчете активности по содержанию калия. Поскольку эти различия отмечаются у всех исследованных грибов, можно думать, что здесь имеет место определенная закономерность, обусловленная особенностями методических приемов, которые использовались при определении активности. Чтобы убедиться в достоверности выявленной закономерности, приведенные в табл. 1 данные были подвергнуты статистической обработке. Оценка различий средних производилась по методу малых выборок (Каминский, 1959 : 118—124, 193). Результаты статистической обработки приведены в табл. 2.

Как видно из табл. 2, разница между величинами активности, найденными различными способами, подтверждается статистически с высокой степенью достовер-

ТАБЛИЦА 1

Результаты параллельных определений радиоактивности грибов

Вид гриба	Части плодового тела	Активность в 10^{-8} кюри/кг сухого вещества при определении разными способами		
		способ № 1 (в воздушно-сухом состоянии)	способ № 2 (после озоления)	способ № 3 (за счет калия-40)
Белый гриб	Шляпки	3.20	3.02	2.00
	Ножки	2.36	2.30	0.83
Горькушка	Шляпки	4.94	3.00	1.87
Лисичка	Шляпки	3.72	2.80	1.90
Осиновик	Шляпки	2.90	2.46	1.85
	Ножки	2.25	2.23	1.17
Сыроежка	Шляпки	4.36	3.05	2.03
Мухомор красный	Шляпки	3.70	2.05	1.50
Средние величины	для каждого способа	3.43	2.61	1.64

ТАБЛИЦА 2

Результаты статистической обработки данных, полученных различными способами определения радиоактивности

Сравниваемые способы определения активности	Число исследованных проб	Разность средних величин ($\bar{x}_1-x_2$)	Среднее квадратическое отклонение разности (σ)	Средняя ошибка разности (m)	Статистическая величина t
Способ № 1 и способ № 2	16	0.82	0.73	0.37	2.22
Способ № 1 и способ № 3	16	1.79	0.74	0.37	4.84
Способ № 2 и способ № 3	16	0.97	0.42	0.21	4.62

Примечание. Для приведенного количества исследований разница является существенной (не случайной), если величина t равна не менее 2.145 (Каминский, 1959 : 193).

ности. Следовательно (табл. 1), при озолении материала грибов значительная часть радиоактивных изотопов возгоняется. В золе остается активность, две трети которой обусловлены содержанием калия-40, а одна треть — другими радиоизотопами.

Выводы

1. Наиболее полное представление об уровне активности грибов получается при исследовании их в воздушно-сухом состоянии (по способу бумажных кювет).

2. Активность исследованных шляпочных грибов при определении в воздушно-сухом состоянии находится в пределах $2.25—4.94 \times 10^{-8}$ кюри на 1 кг абсолютно сухого вещества, причем на долю калия-40 приходится только около половины этой активности.

Литература

Баранов В. И., ред. (1957). Справочник по радиометрии. — Белоусова И. М., Ю. М. Штуккенберг. (1961). — Естественная радиоактивность. — Васильков Б. П. (1948). Съедобные и ядовитые грибы средней полосы европейской части СССР. Определитель. — Васильков Б. П. (1959). Грибы. — Данилевич С. И. (1952). Роль калия в радиоактивности Земли по современным данным. — Дробков А. А. (1958). Микроэлементы и естественные радиоактивные элементы в жизни растений и животных. — Ермаков А. Н., В. В. Арасимович и др. (1952). Методы биохимических исследований растений. — Инструктивно-методические указания по работе санитарно-эпидемиологических станций в области радиационной гигиены. (1960). — Каминский Л. С. (1959). Обработка клинических и лабораторных данных. — Марей А. Н. (1958). Санитарная охрана открытых водоемов от загрязнения радиоактивными веществами. — Метод меченых атомов в биологии. (1955). Под ред. А. И. Кузина. — Nier A. O. (1950). Phys. Rev., 77 : 789.

Военно-медицинская академия
им. С. М. Кирова,
Ленинград.

(Получено 10 IX 1962).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 633.2 .3

Новое в улучшении и использовании сенокосов и пастбищ. (Материалы VIII Международного лугопастбищного конгресса). Перевод с английского. Под редакцией и с предисловием докт. биолог. наук Т. А. Работнова. М., 1963, 549 стр.

VIII Международный лугопастбищный конгресс состоялся летом 1960 г. в Англии, в г. Редлинге. Спустя примерно полгода участники конгресса получили полностью опубликованные материалы докладов на английском языке, которые поступили также и в некоторые научные библиотеки СССР. Желая сделать их более широкоизвестными для ученых нашей страны, Т. А. Работнов организовал перевод материалов конгресса, за что нельзя не поблагодарить его, и книга вышла под его редакцией. В предисловии к книге редактор подчеркнул ряд особенно важных общих положений, рассматривавшихся на конгрессе. Остановимся коротко на некоторых из них.

Большое внимание, уделяемое кормовым угодьям, в особенности пастбищам, связано с увеличением значения продуктов животноводства в питании населения многих стран, с ростом спроса на мясо, молоко и пр. Пастбища при наименьшей затрате труда обеспечивают получение наиболее дешевого корма для животных при наименьшей затрате труда. Это прекрасно было показано в докладе Томаса для Англии, Дании, Швеции и Финляндии. На пастбище стоимость корма обходилась в 2—3 раза дешевле, чем при возделывании полевых культур.

Много внимания было уделено на конгрессе и улучшению лугов, причем особое значение отводилось азотным удобрениям. В странах, обеспеченных ими, повышение продуктивности сенокосов и пастбищ решается за счет минерального азота, в необеспеченных — за счет азота бобовых. Для Финляндии, было показано (доклад Исотало), что большие сборы протеина могут быть получены с помощью минерального азота и на злаковых травостоях.

При обсуждении вопроса о системе использования пастбищ, по данным Айвиса и Мак-Микена, выяснилось, что полное использование потенциальной продуктивности пастбища может быть достигнуто лишь при должной нагрузке его животными, способными наиболее продуктивно использовать корм, независимо от того, применяется ли загонный, порционный или вольный выпас.

В области сортоиспытания и семеноводства отмечалось большое значение многочисленных сортов сравнительно немногих наиболее перспективных видов трав. Так, в Англии, в коллекции Национального института прикладной ботаники в Кембридже насчитывается около 400 сортов трех основных видов кормовых злаков — райграса пастбищного (многолетнего), ежи сборной и тимофеевки.

Немало внимания было уделено на конгрессе консервированию кормов. Несмотря на многие преимущества заготовки силоса, все же размеры силосования трав в настоящее время относительно невелики. В подавляющем большинстве стран ведется заготовка сена, сенной муки, брикетов. Из зоотехнических сообщений интересными оказались также доклады о методе определения групп и видов растений по кутикуле при микроскопическом исследовании кала (доклад Херкус).

Используя в лабораторных условиях «искусственный рубец», Тилли и др. (Англия) и Шелтон и Рейд (США) достаточно точно определяли перевариваемость луговых трав. На конгрессе наметились два пути замены определения перевариваемости в трудоемких опытах с животными более легкими: установлением корреляции между перевариваемостью корма и содержанием в нем отдельных веществ; разработкой лабораторных методов определения перевариваемости.

При обсуждении вопросов о пастбищных заболеваниях животных выяснилось, что из девяти микроэлементов по современным представлениям пять (медь, молибден, марганец, кобальт и йод) могут вызвать заболевание скота на пастбищах как при их недостатке, так и при избытке.

Немалый интерес привлекли и доклады по глистным заболеваниям животных.

Мы очень кратко остановились на некоторых наиболее существенных и общих вопросах, так как нет возможности прореферировать 187 докладов. Назовем лишь некоторые из них, которые, с нашей точки зрения, являются особенно интересными (разделы I—VI).

I. Рациональное использование и улучшение пастбищ и сенокосов. У. Девис. «Кормовые угодья районов умеренного (и тро-

пического) климата», Дж. Уошко и Л. Мерриотт. «Влияние азотного удобрения на урожаи и питательную ценность злаковых трав в северо-восточных штатах США», П. Линехан и Дж. Лоу. «Влияние системы удобрений на продуктивность и соотношение злаков и клевера в травосмеси», П. Сирс. «Соотношение компонентов в злако-клеверных травостоях в Новой Зеландии», П. Ван-Бург. «Азотные удобрения и сезонность роста луговых трав», Н. Тайвер. «Роль извести при закладке пастбищ на выщелоченных кислых почвах Южной Австралии», Г. Бейкер. «Постоянные пастбища в Англии», Дж. Лер. «Влияние видовых особенностей и удобрения на содержание натрия в луговых травах», М. Спрейг. «Предпосевная подготовка и улучшение неудобных для распашки пастбищ при помощи гербицидов», Дж. Эллиот. «Оценка действия гербицидов на смешанный травостой», Дж. Робинсон и М. Кросс. «Улучшение некоторых новозеландских пастбищ путем подсева трав с заделкой семян или в разброс», К. Лайн. «Максимальный выход молока с пастбища», У. Кеннеди, Дж. Рид, М. Андерсон, Дж. Уилкокс, Д. Девенпорт. «Влияние системы пастьбы на продуктивность животных», Э. Хуокуна. «Влияние различной высоты скашивания на рост ежи сборной».

II. Селекция, сортоиспытание, семеноводство. В. Гертц. «Значение искусственной полиплоидии в селекции кормовых культур», Т. Альмрод. «Результаты работы по созданию новых типов мятлика в Швеции», О. Валле. «Опыты по изучению семенной продуктивности северо-европейских кормовых культур на различных широтах в Северной Америке».

III. Болезни кормовых трав. Э. Ямалайнен. «Паразитические грибы кормовых угодий, развивающиеся при низких температурах и химическая борьба с ними в Финляндии».

IV. Консервирование травы. А. Кеннекамп. «Консервирование злаков и бобовых в условиях ФРГ», Дж. Моррисон. «Новейшие достижения в производстве и скармливании силоса из злаковых трав», Дж. Ларсен. «Сено и силос для молочных коров», Л. Мур, Дж. Томас, Дж. Сайкс. «Приемлемость силоса из злаково-бобовых трав для молочного скота».

V. Зоотехнические вопросы. Л. Харрис. «Поглощение корма, определение энергии и дополнительное кормление на засушливых пастбищах Большого Бассейна», Дж. Тилли, Р. Дернац, О. Терри. «Лабораторные определения перевариваемости травы и оценки ее питательной ценности», Д. Минсон, У. Раймонд, К. Гаррис. «Перевариваемость видов и сортов злаковых трав», К. Балл. «Пищеварение в рубце и использование травы», Э. Крамптон, Э. Доннефер, Л. Ллойд. «Индекс питательной ценности для кормов», Д. Шелтон, Р. Рид. «Определение питательной ценности травяных кормов при помощи методов сбраживания в лабораторных условиях».

VI. Пастбищные заболевания. М. Уолли, А. Конвей. «Гипомагнеземия у жвачных животных», К. Уолтон. «Некоторые факторы, влияющие на содержание магния в травах», Т. Брашион. «Обусловленный недостаток меди у крупного рогатого скота», Дж. Кремпбель и А. Филд. «Заражение гельминтами как фактор, усложняющий проведение опытов с кормлением и пастьбой скота».

Перечисление всего лишь 32 из 187 прочтенных на конгрессе докладов показывает исключительное разнообразие и важность обсуждавшихся на нем вопросов и огромное значение, которое несомненно скажется на решении многих вопросов создания прочной базы животноводства во всем мире — этой крупнейшей проблемы современности в области обеспечения продуктами питания все возрастающего населения земного шара. Мы ничего не сказали о докладах советских ученых, прочтенных и тепло принятых конгрессом, так как они в той или иной форме опубликованы в отечественной печати и находят свое отражение в разрешении кормовой проблемы нашей страны.

Е. П. Матвеева.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 6 XII 1963).

УДК 581.526.45(778)

J. E. Weaver. Flood-plain vegetation of the central Missouri valley and contact of woodland with prairie. Ecol. monogr., 1960, vol. 30, № 1 : 37—63 (**Дж. Е. Уивер.** Пойменная растительность среднего течения Миссури и граница лесов и прерий).

Рецензируемая работа принадлежит перу крупнейшего американского эколога Дж. Уивера, который известен советским геоботаникам как автор многочисленных работ по изучению американских прерий и популярного учебника экологии (Weaver a. Clements, 1938).

Начиная с 1916 г. Уивером велось изучение растительности пойм среднего течения Миссури и ее притоков на территории штатов Айовы, Небраски, а также Миссури, Канзаса и Южной Дакоты (протяженность отрезка реки — около 500 миль). К настоящему времени в результате мелиоративных работ облик поймы существенно изменился, 90% ее площади заняты пашней и пастбищами. Целью работы была характеристика природного состояния поймы, которое имело место примерно до 1930 г. Статья состоит из введения, трех глав, резюме и списка цитированной литературы (17 названий). Работа содержит 30 рисунков и фотографий.

При рассмотрении собранных материалов Уивер проявляет свойственный американской экологии динамический подход и тесно увязывает растительность с условиями среды. Во введении автор кратко характеризует природную обстановку описываемого района, указывая, что плакорным типом растительности являются прерии, а леса, являясь интразональным типом, заходят в прерии по поймам и оврагам. Осадки выпадают в количестве 23 дюймов в год в северной части и 34 дюймов в южной части района.

В первой главе «Образование и развитие ручьев (Stream)» описывается процесс возникновения малых пойм. Для каждой геоморфологической стадии указываются характерные представители древесной растительности, появляющейся вместе с образованием ручья. Первыми пришельцами являются ивы *Salix amygdaloides*, *S. nigra* и канадский тополь *Populus sargentii*, вслед за которыми селятся ильмы *Ulmus rubra* и *U. americana*, сменяемые впоследствии дубовыми лесами из *Quercus macrocarpa* и *Q. borealis*. Эти стадии наблюдались Уивером на притоках Миссури: Нодевее, Таркио, Бойре, Элкгорне и др.

Во второй главе — «Граница леса и прерий», подчеркивается возможность проникновения леса в прерию по защищенным от сухих ветров местообитаниям — поймам и оврагам, описываются случаи выхода кустарников из оврагов непосредственно в прерию, но лишь на несколько футов. В этих случаях растения прерий приходят в непосредственное соприкосновение с кустарниками и затенение отбирает из травостоя лишь некоторые растения. Так, особо энергично развивается мятлик луговой *Poa pratensis*, находящийся в травостое прерии в небольших количествах. Приводятся конкретные примеры сообществ на контакте леса и прерии.

Третья, центральная глава, называется «Большие поймы и их растительность». Вначале автор характеризует процесс формирования рельефа больших пойм и дает деление пойм на 2 части — первую пойму (first bottom) и вторую (second bottom), называемые также низкой и высокой. Сравнивая это разделение с привычным для нас делением поймы на прирусловую, центральную и притеррасную, можно констатировать, что низкая пойма соответствует прирусловой и наиболее молодой части центральной, а высокая — старовозрастной части центральной поймы и притеррасью. Высокая пойма превышает низкую на 10 футов и заливается не ежегодно, она, по существу, является заложившейся надпойменной террасой, еще не вышедшей из сферы поемности. Для поймы указывается 9 видов почв. Низкой пойме соответствуют албатон, онава, тейни и сарпи (отличаются по механическому составу — ряд от супеси до глины), а высокой — саликс (наиболее распространенная, близкая к зональной почве прерий) и заболоченные почвы — лутон, вабах и ламоур, располагающиеся на границе высокой поймы и коренного берега. Приводится наглядный рисунок размещения в пойме всех указанных видов почв.

В растительном покрове больших пойм Уивер выделяет и характеризует следующие типы.

1. Пойменные леса. Древесная растительность характерна только для низкой поймы, где в ее распространении наблюдается известная поясность, параллельная руслу реки. Первая полоса, считая от русла, занята ивой песчаной *Salix interior*, затем следуют светлолюбивые ивы *S. amigdaloides* и *S. nigra*, сменяемые трудно проходимыми лесами канадского тополя с подлеском из многочисленных кустарников: *Cornus drummondii*, *Symphoricarpos occidentalis*, *Rhus glabra*, *Sambucus canadensis* и др. Далее от русла леса светлеют, становятся легче проходимыми, так как образованы крупными деревьями канадского тополя (70—80 лет), к которому примешиваются ильмы, а также *Acer negundo*, *Fraxinus pensilvanica* и *Juglans nigra*. Следуя Айхману, Уивер считает признаками наступления климакса пойменных лесов поселение американской липы *Tilia americana* и дубов. Указывается 20 видов кустарников и 8 видов лиан, характерных для таких лесов.

Несмотря на большее видовое разнообразие пойменных лесов Миссури по сравнению с аналогичными лесами европейских рек степной и лесостепной полосы (Волга, Урал, Дон, Днепр, Кама, Белая и др.), смены развития пойменных лесов обнаруживают большое сходство. В поймах указанных рек мы также имеем смену ив осокорем, а осокоря вязом, который впоследствии сменяется липово-дубовым лесом.

2. Водная растительность (Swamp). Представлена растительностью озер и стариц, а также прочих избыточно увлажненных мест, где вода в летние месяцы стоит выше поверхности почвы. Автор довольно подробно характеризует экологию основных растений, свойственных растительности этого типа: *Scirpus validus*, *S. acutus*, *S. fluviatilis*, *Typha latifolia*, *Phragmites communis*, *Alopecurus geniculatus*, *Ranunculus scelerathus* и др. Водная растительность также весьма сходна с растительностью водоемов пойм Евразии.

3. Болота (Marsh). К этому типу Уивер относит сообщества переувлажненных местообитаний, где в летние месяцы уровень грунтовых вод стоит у поверхности почвы. Доминантами являются представители трех основных родов: *Carex* (10 видов), *Juncus* (2 вида), *Heleocharis* (2 вида). Описывается экология этих доминантов, а также некоторых других болотных растений.

4. Свежее крупнотравье (Coarse Grasses of Wet Land) занимает следующее после болот место в гидросериях. Основное растение — *Spartina pectinata*, кроме того обычны *Tripsacum dactyloides*, *Phalaris arundinacea* и др. Свежее крупнотравье можно рассматривать как болотистые луга в понимании А. П. Шенникова (1938).

5. Растительность, переходная от свежего крупнотравья к настоящей прерии (Transition to big. Bluestem prairie). Основные доминанты — *Panicum virgatum* и *Elymus canadensis*, кроме них, для травостоя характерно присутствие типичного растения прерии *Andropogon gerardii*. указывается также и псаммофильный вариант перехода к прерии, формируемый *Stipa spartea*, *Calamovilfa longifolia* и другими псаммофитами. Некоторые сообщества этого типа растительности, видимо, можно рассматривать как остепненные луга в понимании Шенникова (1938).

6. Типичная прерия. Растительность этого типа в прошлом занимала всю площадь высокой поймы. Доминантом является *Andropogon gerardii*, к которому примешиваются *Panicum virgatum*, *Elymus canadensis* и др. Характерно присутствие полукустарников. Травостой в период цветения достигает 7—10 футов высоты, сомкнутый. В то же время истинное покрытие — всего 12%. Описывается смена аспектов и приводятся некоторые показатели изучения фитоклимата (влажность воздуха и освещенность).

В резюме кратко формулируются выводы из работы.

Статья представляет большой интерес для советских геоботаников и почвоведов, работающих в поймах, так как этот специфический объект даже на разных континентах обнаруживает известную общность. Особенно интересно описание растительности и почв Миссури для специалистов, работающих в поймах степной и лесостепной полосы Евразии. Описание зональной растительности в пойме Миссури перекликается с работой А. Я. Бронзова (1929) о зональных явлениях в пойме р. Иртыша со степями в пойме р. Белой (Миркин, 1963). Отсутствие леса на высокой пойме подтверждает правильность предположения Р. А. Еленевского (1936а) о постепенном естественном обезлесивании пойм степной полосы по мере поднятия их уровня.

Неудовлетворенность при чтении этой интересной работы вызывает отсутствие ссылок на русских и советских исследователей пойм. Работы Б. Б. Полынова (1909), А. П. Шенникова (1919, 1938), И. М. Крашенинникова (1922), Р. А. Еленевского (1936а, 1936б), А. Я. Бронзова (1929) глубоко и всесторонне освещают процессы развития поймы, формирования и распределения в связи с этим растительности и почв. Знакомство с этими работами принесло бы американскому поймоведению несомненную пользу.

Литература

Бронзов А. Я. (1929). Зональные явления в пойме реки Иртыша. Изв. Гос. лугов. инст., 4—6. — Еленевский Р. А. (1936а). К вопросу о происхождении лугов. Уч. зап. Горьк. гос. унив., 5. — Еленевский Р. А. (1936б). Вопросы изучения и освоения пойм. — Крашенинников И. М. (1922). Цикл развития долин степной зоны Евразии. Изв. Геогр. инст., 3. — Миркин Б. М. (1963). О степной растительности поймы реки Белой. Бот. журн., 7. — Шенников А. П. (1919). Луга Симбирской губернии. — Шенников А. П. (1938). Луговая растительность СССР. Растительность СССР, I. — Weaver J. E. a. F. F. Clements. (1938). Plant ecology.

Б. М. Миркин.

Ленинградский государственный университет.

(Получено 23 IV 1963).

УДК 581.524.443+581.524.442

H. Walter. Die Vegetation der Erde in ökologischer Betrachtung. BD. I. Die tropischen und subtropischen Zonen. Veb Gustav Fischer Verlag, Jena, 1962, 538 стр., 393 рис. и 106 табл. (**Г. Вальтер.** Растительность земного шара в экологическом освещении, т. I. Тропическая и субтропическая зоны, 1962).

Двухтомная монография Г. Вальтера представляет собой глубокое обобщение данных мировой литературы, а также исследований автора, касающихся растительности земного шара. Начав с переработки третьего издания «Pflanzengeographie» Шимпера-Фабера (Schimper-Faber), автор вскоре столкнулся с невозможностью вместить новые воззрения в старые рамки; поэтому пришлось изменить название и до некоторой степени — само построение книги.

Вышедший из печати 1-й том монографии Вальтера содержит сведения о растительности тропической и субтропической зон (во 2-м томе будет освещена растительность умеренной и арктической зон).

Книга состоит из небольшого предисловия, тринадцати глав и предметного указателя.

В 1-й главе — «Введении» — автор излагает свои взгляды на исследуемый предмет — науку о растительности (Vegatationskunde), а также уделяет много внимания вопросам экологии, климатологии и др. Касаясь различных подходов к изучению растительных сообществ, он рассматривает два противоположных направления в фитоценологии. Приверженцами одного из них являются Клементс, Тэнсли, Сукачев, Алехин, Дю-Рие, Браун-Бланке, Шенников и др. Они признают реальное существование растительных сообществ. Представители другого направления — Раменский, Нэгри, Виттакер и другие — нечто конкретное видят лишь в отдельном растительном индивиде и отстаивают теорию непрерывности растительного покрова. Автор считает наиболее правильным средний путь между этими двумя направлениями.

Большое внимание уделяется экологическим вопросам. По мнению автора, сама наука о растительности представляет собой часть экологии, а растительное сообщество является лучшим отражением условий местообитания. Сообщества только там резко разграничены, где резко сменяются условия обитания. В каждом конкретном случае климат, почва и растительность составляют единство — экосистему.

Климатические отношения рассматриваются очень подробно (особенно температура и влажность как факторы развития растений). Автор выделяет девять климатических зон земли и в связи с этим касается вопросов равнинной и высотной зональности растительного покрова.

Довольно подробно рассматриваются взаимоотношения внутри сообществ, отношения конкуренции.

Характеризуя такие понятия как климакс, сукцессии и серии по Клементсу, автор высказывает свое довольно отрицательное отношение к его теории. В частности, он не согласен с тем, что зональная растительность представлена только климаксными сообществами.

В следующих главах рассматривается растительность тропической и субтропической зон.

2-я глава посвящена описанию тропического дождевого леса. Подробно рассматриваются климатические условия в различных областях этой формации. Описания прекрасно иллюстрированы диаграммами (кривые динамики количества осадков и относительной влажности воздуха). Большое внимание уделяется микроклимату (таблицы относительной влажности воздуха на разных высотах от земли).

При описании строения дождевого леса делается много ссылок на Ричардса — виднейшего специалиста по тропической растительности. (Из его книги «Тропический дождевой лес» заимствованы прекрасные зарисовки профилей, проложенных через различные типы дождевого леса).

Много внимания уделяет автор экологическим отношениям внутри дождевого леса, подробно описывая найденные там жизненные формы. Тропический лес содержит почти 70% фанерофитов всего земного шара.

Наряду с экологией автор рассматривает некоторые вопросы физиологии, касаясь, например, транспирации в травяном ярусе.

В 3-й и 4-й главах описываются другие типы растительности тропической зоны. Из лесной растительности характеризуются горный тропический дождевой лес, полувечнозеленые и сезонные леса. К последним относятся влажные и сухие муссонные леса. Из других типов отмечены растительность сухих местообитаний и побережий, болотная и водная растительность, мангровые заросли и культурная растительность тропиков.

5-я глава посвящена саваннам. Своеобразие этой формации заключается в антагонизме между древесной и травянистой растительностью, который можно объяснить борьбой за влагу. Автор рассматривает различные экологические типы саванн, как примеры приспособления к недостатку влаги.

6-я глава содержит общую характеристику аридной области. Она занимает 35% земной поверхности, поэтому автор уделяет ей много внимания.

Все многообразие пустынь можно свести к четырем типам по количеству и времени выпадения дождей, области: 1) с зимними дождями, 2) с летними дождями, 3) с двумя дождливыми периодами и 4) с эпизодическими дождями или совсем без них.

Характеризуя растительность пустынь с экологической точки зрения, автор выделяет пойкилофитный и гомойофитный экологические типы (в зависимости от водного режима растения).

В последующих главах (7-я и 8-я) автор описывает растительность отдельных пустынь. Конкретно для каждой области рассматриваются климатические и почвенные условия, характеризуются растительные сообщества, приводится классификация жизненных форм различных авторов.

Своеобразна с экологической точки зрения растительность туманных пустынь (Намиб, Чилийско-Перуанская), которые получают осадки почти исключительно в виде тумана.

Интересно, что в качестве эфемеров в пустынях часто встречаются наши обычные растения умеренной зоны (*Stachys arvensis*, *Sonchus oleraceus* и др.).

Вопросам физиологии пустынных растений уделяется особое внимание. Для каждой области приводятся таблицы осмотического давления и хлоридной насыщенности.

В конце книги помещен объединенный алфавитный указатель названий растений и терминов, встречающихся в ней.

В заключении нужно отметить, что книга Вальтера, содержащая богатый фактический материал и прекрасно иллюстрированная фотографиями, диаграммами и таблицами, представляет большую ценность для специалистов — ботаников и географов — и может быть использована как справочное пособие.

Перевод монографии на русский язык был бы очень желателен, поскольку, кроме сравнительно небольшой по объему и уже очень давно изданной сводки А. П. Ильинского («Растительность земного шара», 1937 г.), у нас нет литературы по данному вопросу.

Г. И. Барабаш.

Воронежский
государственный
университет.

(Получено 13 II 1964).

НАУКА ЗА РУБЕЖОМ

УДК 606.3:581.5+581.1:582.26

И. А. Киселев

ОБЗОР ДОКЛАДОВ ПО ЭКОЛОГИИ И ФИЗИОЛОГИИ ВОДОРОСЛЕЙ И ИХ ЗНАЧЕНИЮ В ЖИЗНИ ВОДОЕМОВ НА XIV МЕЖДУНАРОДНОМ КОНГРЕССЕ ЛИМНОЛОГОВ В ВЕНЕ В 1959 г.[1]

XIV Международный конгресс лимнологов происходил с 29 VIII по 7 IX 1959, включая сюда и время, отведенное на заседания международного содружества по изучению Дуная, экскурсии по водоемам, посещение институтов, биостанций и пр. В работах Конгресса участвовало свыше 500 делегатов и гостей из разных стран, в том числе 13 гидробиологов из Советского Союза. Доклады опубликованы в трудах Конгресса «Verhandlungen der internationalen Vereinigung für Limnologie», XIV, 1961 : 1—1191.

Работа конгресса началась с заседания, посвященного памяти итальянского гидробиолога Балди, на котором был заслушан доклад делегата Швейцарии Яага (Jaag) «Механизм самоочищения в текучих водах». В нем освещалось участие различных групп организмов, в том числе бактерий, водорослей и грибов, в самоочищении рек.

Все остальные доклады, кроме зачитанных на пленарных заседаниях, были распределены по четырем секциям: 1) метаболизм и трансформация веществ и энергии в пресных водах; 2) исследования текучих вод; 3) рыбохозяйственные исследования и гидроэлектрические сооружения; 4) разные доклады.

Всего было зачитано около 200 докладов, из них на 1-й секции — 45, 2-й — 39, 3-й — 38, 4-й — 56 и 5 докладов было сделано специально о тех водоемах, на которые были совершены экскурсии участниками конгресса; 4 доклада были посвящены памяти умерших Демоля, Велигангаса, Зауберера и Тинемана.

Настоящий обзор охватывает 49 докладов.

Ввиду того что деление на секции было в известной мере условным, в настоящем обзоре обсуждаемые доклады сгруппированы нами по следующим темам: 1) первичная продукция и фотосинтез — 13 докладов, 2) экология водорослей рек — 9, 3) воздействие гидротехнических сооружений на флору водорослей — 7, 4) воздействие промышленных стоков на флору водорослей — 4, 5) водоросли как показатели истории и происхождения водоема — 3, 6) физиология водорослей — 4, 7) водоросли перифитона — 2, 8) водоросли снегов — 1, 9) водоросли озер — 3, 10) водоросли соленых вод — 2, 11) водоросли как пищевое звено — 1 доклад.

З а с е д а н и я 1-й с е к ц и и К о н г р е с с а начались докладом советского гидробиолога Г. Г. Винберга, сообщение которого за его отсутствием было зачитано. Доклад Винберга касается исследования первичной продукции трех типов озер в бассейне Немана (БССР) с применением кислородного, радиоуглеродного и хлорофиллового методов. Устанавливается, что результаты, полученные изотопным методом, находятся в соответствии с валовой первичной продукцией, получаемой с помощью кислородного метода. Что касается соотношения между интенсивностью фотосинтеза и содержанием хлорофилла в сестоне, то во всех трех озерах эти соотношения выражаются величинами гораздо меньшими тех, кои были, например, известны для озер Висконсина, Баварии и др., что автор склонен объяснить специфическими условиями 1958 года, когда исследовались озера Белоруссии.

Делегат ФРГ Оле (Ohle) свой доклад посвятил результатам исследования суточного ритма фотосинтеза биоценозов планктона. Исходя из наблюдения, что первичная продукция в озерах при ветреной погоде развивается сильнее, чем при очень спокойной, автор приходит к выводу, что турбулентность воды содействует быстрой смене слоя контакта «водоросль—вода», этим помогая более благоприятным условиям для ассимиляции.

Для обоснования этого вывода автор с помощью кислородного, изотопного и хлорофиллового методов определяет суточный ритм фотосинтеза, выявляя чередование хорошо выраженных максимума и минимума, обусловленных внешними факторами и одновременно внутренними тормозящими влияниями со стороны продуктов распада,

[1] Доложено на заседании Альгологической секции Всесоюзного ботанического общества 22 I 1963.

накапливаемых в клетках водорослей. Депрессия фотосинтеза частично преодолевается турбулентностью воды, благодаря чему удаляются с клеточных оболочек содержащие фосфор экскреты водорослей и тем самым облегчаются процесс диффузии и доставка новых питательных веществ, включая и CO_2.

Делегат США Гольдман (Goldman) сообщил о результатах применения им изотопного метода для определения факторов, лимитирующих первичную продукцию в оз. Брукс на Аляске. Исследовались как чистые культуры водорослей, так и природная озерная вода в подвешенных на разных глубинах склянках с добавкой различных питательных веществ. В VI [1] наибольшее лимитирующее влияние оказывал Mg, поэтому фотосинтез ускорялся при добавке $MgSO_4$, в середине VII фотосинтез ограничивали нитраты, поэтому добавка $Ca(NO_3)_2$ вызывала быстрое увеличение фиксации C. В культурах летом стимулирующее влияние оказывал фосфор (P). Первичная продукция составляла в среднем 3.52 мг С/м³/сутки и 158.32 мг С/м², сутки. Существенное влияние на фотосинтез фитопланктона оказывали также световые условия.

Делегат США Джексон (Jackson) доложил о результатах сравнительного изучения фотосинтеза фитопланктона в связи с общей щелочностью. Определялась скорость фотосинтеза фитопланктона 12 озер штата Нью-Йорк, вода которых имела щелочность от 8 до 175 мг/л. Определения велись в трех аквариумах при температурах 15, 20, 25° и выражались в μ-молях $CO_2 10^{10}$ μ³ клеток фитопланктона/час. Высокую скорость фотосинтеза (средн. 1.65) обнаруживали синезеленые водоросли, оптимальная щелочность для них 50—110 мг/л, наименьшую — зеленые (средн. 1.29), оптимальная щелочность для них < 50 мг/л. Средние скорости фотосинтеза пирофитовых и золотистых водорослей были сходные (1.48 и 1.45), оптимальные щелочности для тех и других <50 мг/л.

Что касается температуры, то зеленые, пирофитовые и золотистые водоросли имели более высокие скорости фотосинтеза в более холодной воде, а синезеленые в более теплой, поэтому первые из них имели максимальные плотности весной, осенью и зимой, а синезеленые — летом. Таким образом, автор полагает, что температура, возможно, контролирует первичную продукцию, непосредственно воздействуя на состав планктонных сообществ.

В докладе делегата Италии Волленвейдера (Vollenweider), зачитанном им от себя и от имени шведского ученого Науверка (Nauwerk), на тему «Некоторые замечания о методе C_{14} для измерения первичной продукции» устанавливается, что при длительной экспозиции склянок (до 24 часов) имеет место прогрессирующая потеря активности C_{14}, зависящая от разных причин. Поэтому время экспозиции должно быть сокращено до минимума. Уменьшение до полусуток с последующим удвоением результатов для целых суток себя не оправдывает из-за суточной периодичности в активности фотосинтеза. Сопоставление краткосрочных и долгосрочной серий показывает, что сумма первых превышает суточную серию и что вполне реальные скорости для определения первичной продукции дает экспозиция продолжительностью 3—6 часов.

Подмечено отсутствие прямой связи между плотностью фитопланктона и скоростью фотосинтеза. На вопрос, что именно измеряет метод C_{14} — валовую или чистую продукцию, или что-то среднее между ними, ясного ответа не получено, хотя, скорее, верно последнее.

Делегат Швейцарии Томас (Thomas) сообщил о результатах сравнения продукции водорослей, заключенных в светлые и темные склянки, подвешенные в озере на глубине 50 см и в особые темные и светлые трубки — планктон-лоты, где вода перемешивалась мешалкой. Опыты ставились без добавки и с добавкой солей. В светлых склянках *Oscillatoria rubescens*, независимо от добавок N и P, почти полностью исчезала через две недели, тогда как в трубках этого не было, в темноте эта синезеленая водоросль чувствовала себя лучше. *Fragilaria crotonensis* и *Mougeotia* в склянках развивались пышнее, а мелкие зеленые обильно развивались частью в склянках, частью в трубках. Однако биоактивность в склянках была больше, чем в трубках.

Делегат Великобритании Ланд (Lund) в своем докладе изложил данные, касающиеся периодичности развития мельчайших водорослей, найденных в трех озерах Англии. Максимум развития этих водорослей в исследованных озерах падает на III или IV, минимум на XII—II, причем различные систематические группы μ-водорослей ведут себя по-разному: зеленые имеют максимум зимой, диатомовые с II до IV или в V, криптофитовые и золотистые — в средине лета. Количественно преобладают в одних озерах μ-водоросли, в других плотности мелких и крупных водорослей сходны, в третьих превалируют крупные. Однако биомасса (сухой вес) крупных водорослей больше таковой μ-водорослей. Эти соотношения меняются и по сезонам года: зеленые имеют наибольший максимум весной, до развития крупных водорослей, летом одинаково обильны те и другие, осенью и в начале зимы часто преобладают крупные формы.

В докладе делегата Канады Раусона (Rawson) был произведен критический анализ переменных, используемых в оценке продуктивности озер Сев. Канады. Из физических переменных учитывались средняя глубина, температура верхнего 10-метрового слоя, прозрачность, содержание придонного O_2 и растворенных минеральных веществ, из биологических — средний сухой вес планктона, бентоса и уловы рыбы.

Из числа 13 изученных озер для 5 озер, расположенных на докембрийском щите, биологические величины (scores) оказались меньшими, чем для озер по краю щита и были еще меньше, чем для озер на ледниковых наносах. Первые 5 озер следует считать олиготрофными. Два озера по краю щита имели биопродуктивность немного выше таковой озер на щите, а третье — значительно большую и поэтому они должны характеризоваться как мезотрофные. Пять озер на ледниковых наносах с высокой продуктивностью — все эвтрофные.

Делегат СССР М. М. Кожов в докладе «О биологической продуктивности открытых районов Байкала» проанализировал состав водорослей планктона, массовые виды, сезонную динамику фитопланктона с началом весеннего расцвета еще подо льдом и с максимальной биомассой в IV. Им описываются годовые колебания биомассы и продукции фитопланктона с преобладанием в одни годы *Melosira*, в другие — *Cyclotella baicalensis* и перидиней, причем годы, богатые *Melosira*, отличались не только высокой биомассой водорослей весной, но и более высокой годичной продукцией. Отмечается сильное влияние воды и выедания на плотность и ход развития планктона.

Делегат СССР Т. М. Мешкова в докладе «Изменения биологического режима озера Севан в связи с падением его уровня» указала на нарушение стабильности ряда биологических процессов вследствие падения уровня озера на 12 м. В результате преобладания мягких легко взмучиваемых фаций в грунте снизилась прозрачность воды. Увеличилось содержание органических веществ и удвоилась окисляемость. Снизилось развитие макрофитов (хар и мхов), не образующих теперь сплошного ковра, а растущих прерывисто. В фитопланктоне большим видовым разнообразием отличались зеленые, а количественно преобладали диатомовые. Качественный состав фитопланктона обогатился новыми элементами: появились синезеленые, ранее отсутствовавшие. Биомасса фитопланктона удвоилась.

Делегат Австрии Ваврик (Wawrik) посвятил свой доклад рассмотрению бюджета растворенной в воде кремнекислоты и диатомовым Лунцского озера и ближайших водотоков, отметив увеличение содержания SiO_2 с глубиной вследствие растворения опускающихся панцирей диатомовых и уменьшение благодаря биогенному декремезированию кремнекислоты, имевшему место в озере в начале ноября 1953 г. после вегетации *Mallomonas* и *Cyclotella*.

Поскольку тематика 1-й секции включает «Динамику круговорота веществ и энергии континентальных водоемов», то делегат Швеции Родэ (Rodhe) на пленарном заседании в докладе «Динамика круговорота вещества и энергии в пресных водоемах» поставил перед собой задачу изложить некоторые основные вопросы этой всеобъемлющей области исследования, ограничив себя при этом вопросом первичной продукции, предоставив делегату США Эдмондсону (Edmondson) коснуться вопроса потребления органического вещества, т. е. вторичной продукции и распада.

Родэ подчеркивает необходимость при изучении динамики круговорота веществ не пренебрегать и превращением энергии, указывая, что круговорот веществ не эквивалентен потоку энергии, ибо энергия протекает через экосистему необратимо и всякий раз, когда что-то из этого потока используется для жизненного процесса, остальная часть потока теряется в виде тепла, т. е. поток энергии по мере удаления от источника становится меньше. Таким образом, между круговоротом вещества и потоком энергии в динамике экосистемы есть принципиальное различие. Новый подход к динамике экосистемы автор видит в применении теории информации и кибернетики.

Делая главный упор в изучении биопродуктивности на фотосинтез и признавая основным метод изотопный, автор не закрывает глаза и на некоторые дефекты этого метода. Несмотря на десятилетия экстенсивных и интенсивных исследований, действительные связи между первичной продукцией пресноводного фитопланктона и химическими условиями, по мнению автора, остаются довольно неясными из-за малой изученности динамической стороны (скорости течения и оборачиваемости).

В качестве важнейшей проблемы на ближайшее будущее Родэ выдвигает проблему загрязнения внутренних вод радионуклеидами, для которой считает необходимым хорошее знание динамики экосистемы и метаболизма сообществ.

Эдмондсон свой обзорный доклад «О вторичной продукции и деструкции» начинает с потребления фитопланктона зоопланктоном и в качестве модели трофо-динамической активности берет дафнию, энергетический обмен у которой детально изучил Ричман. Докладчик обсудил вопросы потребления и утилизации пищи зоопланктоном, дал количественные характеристики усвоения пищи зоопланктоном, рассмотрел объемы профильтрованной животными воды, значение калорийности и химического состава пищи, суточной ритмичности питания. Он подчеркнул необходимость исследований количественного потребления фитопланктона и бактерий и вообще растительной пищи животными планктона, выявил связи между плотностью пищи и скоростью возобновления и потребления ее. Указал на важность знания скорости размножения фитопланктона для определения выедания его и необходимость исследования соотношений между биомассой и продукцией и проанализировал положительную роль для растений самих животных, которые выделяют в окружающую среду CO_2, фосфаты, соединения N и другие вещества.

На заседаниях 2-й секции Конгресса экологии водорослей рек было посвящено 9 докладов.

Делегат Швейцарии Циммерман (Zimmermann) сообщил о результатах экспериментальных исследований влияния скорости течения на биоценозы текучих вод. Опыты проводились на моделях — искуственных желобах — с различной скоростью потока, с чистой грунтовой водой и с водой, в которую добавлялся различный процент сточной жидкости. Течение не только элиминировало ряд видов, но и стимулировало появление видов реофильных и реостенных, причем первых было всегда меньше, нежели вторых. Почти половина видов гораздо сильнее реагировала на течение, чем на загряз-

[1] Здесь и в дальнейшем — месяцы года.

ния и только 8% обнаруживало сильную реакцию на содержание сточной жидкости; около 35% видов были чувствительны как к течению, так и к химизму воды. Интересно, что виды, считаемые за организмы чистых вод, в опытах оказались большей частью реофилами; наоборот, показатели загрязненной воды в большинстве случаев не переносили течения.

Делегаты ФРГ Кюль и Манн (Kühl u. Mann) рассказали о результатах сравнительных гидрохимических исследований, произведенных в устьях рр. Эльбы, Везера и Эмса. Сообщество пресноводных водорослей, влекомых рекою вниз по течению, попадая в олигогалинную зону с более или менее повышенной соленостью, испытывает отмирание пресноводных видов, усиливающееся параллельно повышению солености. В мезогалинной зоне в связи с резким увеличением солености возрастает количество солоноватоводных видов, а в полигалинной — морских. С удалением от моря вверх по реке происходит отмирание морских видов фитопланктона, причем отмирание их на границе плейо- и мейо- мезогалинной зон (при 8—$10^0/_{00}$) происходит быстрее, нежели процесс отмирания пресноводных форм в области этого скачка солености.

Делегатка Австрии Фецман (Fetzmann) описала интересное явление в цикле развития характерного для стариц Дуная сообщества водорослей — *Oscillatoria limosa* с многочисленными видами диатомовых (140 таксонов), образующих пышный ковер на дне стариц; в солнечные дни они отрываются от дна, всплывают и разносятся течением на значительное расстояние. Это сообщество пышней всего развивается в холодный сезон года. Весной в нем появляются эвгленовые, в конце весны (V—VI) часто бывают обильны коньюгаты. Синезеленые водоросли отсутствуют в начальный период образования на дне бурого налета из диатомей, они пышней всего развиваются с XI до III. Указанное сообщество отличается постоянством состава, в нем нет количественного преобладания какого-нибудь одного вида, хотя количественные соотношения отдельных видов могут меняться по сезонам.

Делегаты Франции Манжерель, Мазуа, Дюпуи (Mangerel, Mazoit, Dupuy) сообщили о результатах пятилетних исследований развития микрофлоры на 100-километровом отрезке судоходного канала, вытекающего из Сены (пробы брались у ворот последнего шлюза). Здесь обнаружена богатая микрофлора. В зависимости от сезона года господствовали диатомеи или хлорококковые, первые главным образом весной, осенью и зимой, вторые — летом и осенью. Из хлорококковых заслуживает внимания *Pediastrum clathratum*, являющийся помехой при водоснабжении. Его численность возрастает вниз по течению, плотность же диатомей в том же направлении падает, что объясняется не антагонизмом водорослей, а исчезновением растворенного кремния.

Делегат Марокко Гайраль (Gayral) вместе с Мазанкоуртом (Mazancourt) рассказали о результатах экологического и флористического исследования р. Бу Регрег в Марокко, проводившегося в течение почти целого года. Названная река исследовалась на протяжении последних 3 км ее течения, где она подвергается сильному влиянию со стороны моря. В местах, лежащих вне минимального уровня реки, устанавливаются классические формации эстуариев, подверженных приливам: полоса очень увлажненная (Slikke), лишенная макрофитов, но богатая водорослями и более удаленная полоса плотного ила (Shorre) с галофильной флорой, погруженной целиком только при высоких приливах. Выявлено 69 таксонов водорослей, из них 14 новых для Марокко и 9 новых для науки. По числу видов первое место принадлежит синезеленым, второе — диатомеям. Водоросли, подобно макрофитам, в своем распределении обнаруживают определенную зональность. Почвенные водоросли более обильны в почвах песчаных и илисто-песчаных, чем в илистых. Поверхностные горизонты почв населены водорослями обильнее, нежели нижние. Одни почвенные водоросли исключительно зимние, другие — летние. Одни обильны в почвах полосы Slikke, другие — в почвах полосы Shorre. Отдельные ассоциации почвенных водорослей приурочены к определенным ассоциациям макрофитов.

Делегат Нидерландов ван дер Верф (van der Werff) в докладе «К экологии диатомовых из области Долларт-Эмс» охарактеризовал изменения, наблюдаемые в сообществах водорослей планктона и бентоса области Долларт-Эмс. В течение 1953—1956 гг. исследованиями охватывался только период с конца VII до начала IX. Изучались 4 участка: воронка устья с соленостью около $20^0/_{00}$, собственно эстуарий, собственно Долларт, куда впадает р. Эмс, р. Эмс от Эмден до Лейш с притоком Леда до Леер. В первом участке — обилие морских пелагических диатомей, которые с приливом проникают во 2-й участок, где происходит отмирание сначала стеногалинных пелагических видов, образование хлопьев и опускание на дно. Планктон во 2-м участке очень бедный, автохтонных видов нет. В 3-м участке — дальнейшее отмирание приносимого с приливом планктона. В 4-м участке — массовое развитие пресноводных планктических диатомовых — *Melosira granulata*, *Cyclotella*. Бентические диатомеи в одних местах качественно бедны, но достигают значительной плотности, в других, наоборот, качественно разнообразны при малой плотности каждого вида.

Делегат ФРГ Вальтер (Walter) описал активное и пассивное заселение животными и растительными организмами проточной канавы длиной 1.5 км, шириной 1.5—2.0 м, сооруженной для снабжения пруда водой. Благодаря доставке питательных веществ, слабому течению и хорошим световым условиям в канаве имело место пышное развитие водорослей и макрофитов, заселяемых животными — коловратками и ветвистоусыми рачками. Среди водорослей преобладали диатомовые, *Synura uvella*, *Osc. limosa*.

Делегат США Клаус (Claus) в докладе «Ежемесячные экологические исследования флоры Дуная у Вены в 1957—1958 гг.» сообщил о результатах обработки присланных ему материалов по флоре водорослей р. Дуная, от Вены почти до границы с Венгрией.

Качественные и количественные исследования проводились в 4 пунктах. Устанавливаются две особенности: наличие цветений с пиками в IV, VI и X и высокая плотность водорослей, особенно диатомовых. Обнаружено 659 таксонов водорослей, из них синезеленых 103, зеленых 68, диатомовых 456, жгутиковых 32. Плотность водорослей от почти 950 тыс. клеток/л у Нусдорфа до почти 1.460 тыс. клеток/л у Хаслау. Сопоставление плотности водорослей с химизмом воды позволяет констатировать малую связь между ними, обратную зависимость между плотностью водорослей и уровнем воды в реке, между максимумом планктона и биологическим потреблением кислорода (БПК), уменьшение качественного разнообразия и увеличение плотности водорослей при возрастании органического загрязнения.

На пленарном заседании по тематике 2-й секции были заслушаны 2 доклада, Шмитца (Schmitz, ГДР) и Макана (Macan, Великобритания). Лишь в докладе первого «Исследование текучих водоемов — гидрография и ботаника» водорослям уделяется значительное внимание. Шмитц указал, что для фитоценотического понимания микрофиты рек, например диатомовые, представляют особые трудности. Для такого исследования требуются регулярные сборы в течение года, сопровождаемые определением среднего годового обилия отдельных видов и выделением Spitzengruppe, которая по своему высокому обилию представляет характерное сообщество видов для данного водотока. Среди видов данной Spitzengruppe выделяются виды, характерные по своей экологии, например *Diatoma hiemale* var. *mesodon*, характерный для горных ручьев, виды *Eunotia*, *Pinnularia* — для вод, бедных Ca, слегка кислых. Однако ни анализ макрофитов, ни анализ микрофитов не позволяют в настоящее время приступить к разработке типологии текучих вод. И тем не менее для разработки такой системы более полезные услуги оказывает ценологический анализ растительности, чем критерий бюджета веществ. Указывая на сводку Блюма (Blum, 1956) по экологии микрофитов рек, Шмитц считает принципиальным недостатком сравнительного метода то, что при нем выявляется большей частью только корреляция между видами и их обитанием, а не причинные связи. Применение эксперимента с чистыми культурами микрофитов, к сожалению, пока ограничено. В лучшем положении находятся высшие растения, крупные водоросли и мхи, кои легче получить для опыта из природного местообитания. Далее докладчик указал на большую положительную роль течения для фотосинтеза и дыхания речных растений и даже для поглощения минеральных веществ. Еще большее влияние оказывают течения на формирование фитопланктона реки, причем скорость течения играет отбирающую роль. В самых верхних частях, где река имеет характер горного ручья, планктон отсутствует. Ниже он появляется, сохраняя постоянную плотность на значительном протяжении и формируясь главным образом за счет бентофлоры реки. Еще ниже появляется настоящий планктон с центрическими диатомеями. Плотность его постепенно возрастает и изменяется по сезонам в зависимости от уровня воды и связанного с ним фактора течения. Ограничивающее влияние на продукцию планктона оказывает продолжительность Fliesszeit. Поэтому фитопланктон реки благодаря течению подчинен совсем иным закономерностям, чем планктон озера.

На 3-й секции Конгресса заслуживают наибольшего внимания следующие доклады. Представитель США Персонс (Parsons) вместе с Кэмпбеллом (Campbell) остановились на результатах исследования метаболизма одного эвтрофного водохранилища. Определялась чистая продукция из данных, полученных методом Ohle (1952), т. е. методом аккумуляции CO_2 — дефицит O_2 — и по поглощению P и N. Определялась утилизация потенциальной энергии, и как сумма этих двух величин, т. е. конструктивных и деструктивных процессов, рассчитывалась биоактивность биосистемы. Установлено, что метод аккумуляции CO_2 — дефицита O_2 — может быть с пользой применен для определения чистой первичной продукции эвтрофных водохранилищ при условии, если сток ограничен эпилимнионом и степень окисления зимой достаточна для разрушения всего, кроме более редуцированных углеводов, т. е. соединений клетчатки. На основе освобождаемого зимой C и потери биомассы со стоком из эпилимниона устанавливается, что водохранилище, а может быть и озера, можно классифицировать на базе биоактивности за год, т. е. гC/м²/год.

Делегат Чехословакии Сладачек (Sládaček) вместе с Фиала (Fiala) изложили результаты наблюдений над влиянием деятельности турбины электростанции на лимнологические условия водохранилища. Устанавливается нарушение стратификации водной толщи, причем самые верхние слои воды (эпилимниона и частично самого верхнего слоя металимниона), где находится главная масса планктона, в период максимальной работы турбины не увлекаются, так как вода, текущая на турбину, происходит из средних и частично из верхних слоев гиполимниона. В самых нижних анаэробных слоях, близ дна, не затронутых работой турбины, всегда присутствует своеобразное сообщество, состоящее из *Trachelomonas volvocina*, *Spirostomum*, *Bosmina longirostris*.

Советские гидробиологи Я. В. Ролл и Я. Я. Цееб представили доклад «Каховское водохранилище на Днепре», в котором характеризуются режим и биологическая продуктивность вновь заполненного водохранилища. Отмечается, что 95% органического вещества водохранилища продуцируется фитопланктоном. После заполнения водохранилища в VII 1956 г. уже в VIII наблюдалось интенсивное цветение воды (*Microcystis*, *Aphanizomenon*), в результате которого биомасса фитопланктона достигала 15—96 г/м³. Цветение повторялось ежегодно с VII до X в 1957 и 1958 гг., но биомасса была меньше, 16—36 г/м³. В V—VI преобладали диатомовые и зеленые с биомассой 1—5 г/м³. В отдельных участках доминировали протококковые с биомассой 3.2—4.1 г/м³. Исчислялась годичная продукция фитопланктона, для чего использовался коэффициент P/B (Сорокин, 1958), принятый для Каховского водохранилища за 100. При средней лет-

ней биомассе фитопланктона в водохранилище 40 г/м² авторы определяют годичную продукцию сырого органического вещества в 9—14 млн тонн.

Делегат Польши Стармах (Starmach) в докладе «Гидробиологические исследования водохранилища у Гочалковице» описал последовательные этапы заселения вновь созданного водохранилища на Висле. Исследование планктона с самого начала становления водохранилища показало следующее. В первые недели на базе быстрого разложения затопленной наземной растительности обильно развивается зоопланктон. Приблизительно через месяц начинается цветение *Aphanizomenon*, а после, в X — *Synura uvella*. В 1956 г. господствовали золотистые, много диатомей, в 1957 г. имело место массовое развитие диатомовых, летом было много синезеленых (*Microcystis*, *Gloeocapsa limnetica*), богаче представлены зеленые. Почти такая же картина наблюдалась в 1958 г., но с преобладанием диатомей.

Делегат ГДР Шеперклаус (Schäperclaus) в докладе «Продукционные условия и урожай в шести различных карповых прудах» устанавливает среди продукционных условий в 6 различных карповых прудах определенные типы прудового фитопланктона, которые имеют связи с высотой урожая карпов. Лучшие пруды те, в которых благодаря удобрению Ca и P и прибавлению дозированного навозного удобрения достигается длительное цветение *Scenedesmus* и сферических зеленых водорослей, на базе которых возникают в изобилии такие важные кормовые организмы, как дафнии.

Делегат СССР В. И. Жадин в своем обзорном докладе «Действие запруды на природные водоемы» на основании литературных данных проанализировал закономерности развития водохранилищ в разных географических условиях при различном хозяйственном их использовании. Он охарактеризовал специфические особенности водохранилищ, отличающие их от природных озер, специфику водных масс и планктона в них, химизм воды, бактериопланктон и фитопланктон, а также интенсивность процесса фотосинтеза в водохранилище.

4-я секция Конгресса объединяет доклады па разные темы. Среди них отметим такие, в которых описывается влияние промышленных стоков на флору водорослей. Сюда относятся 4 доклада.

Делегатка Италии Ливия Тонолли (Livia Tonolli) рассказала о результатах изучения состояния некоторых диатомовых в колонках ила со дна оз. Орта, отложения которого сильно загрязняются отходами меди. В качестве признака, подверженного изменению, были выбраны размеры двух диатомей — *Cyclotella* и *Achnanthes*. Установлено, что увеличение концентрации Cu в том или ином горизонте сопровождается изменением биометрических показателей, причем *C. comensis* при сильном увеличении концентрации Cu не обнаруживает существенных изменений в размере, а только проявляет сильную индивидуальную изменчивость, тогда как у *A. nodosa* наблюдается сильное увеличение размера без заметной индивидуальной изменчивости. Изменяется также численность створок, причем *C. comensis* при загрязнении Cu испытывает чрезвычайно сильное уменьшение первоначальной плотности, тогда как *A. nodosa*, наоборот, обнаруживает возрастание плотности, будучи представлена в горизонтах, загрязненных Cu, в количестве, в 10 раз превышающем таковое в нижележащих незагрязненных слоях. У *Synedra acus* в слоях, загрязненных Cu, наряду с нормальными особями встречались деформированные тератологические формы, причем увеличение количества последних, приводившее к исчезновению популяции, совпадало с возрастанием концентрации Cu.

Делегат Финляндии Ернефельт (Järnefelt) сообщил о результатах обстоятельных исследований воздействия сульфитных щелоков, поступающих в водоем с фабрики, на характер планктона и в том числе водорослей. По реакции отдельных видов на фабричные стоки и на степень их очистки автор различает 12 групп и 5 фаз загрязнения и очистки водоема, указывая для каждой фазы характерные комплексы видов бактерий, водорослей, инфузорий и коловраток. Интересно, что *Closterium moniliforme* и коловратка Anuraeopsis fissa еще в относительно чистой воде указывают на влияние щелоков. Особенно показательны некоторые виды, поразительным образом указывающие на присутствие стоков целлюлозных фабрик. Их список приведен в докладе. Имеются также виды, положительно реагирующие на щелоки и вне их влияния отсутствующие или развивающиеся слабо.

Делегат Австрии Церни (Cerny) в докладе «О эвтрофировании одного пруда стоками картофельно-крахмальной фабрики» описал положительное влияние на кормовую базу одного рыбоводного пруда стоков с картофельно-крахмальной фабрики. 18 IV в пруд было посажено 4000 экз. годовиков карпа. В конце IV в пруду появились в изобилии *Scenedesmus* и коловратки, вскоре наступило кратковременное цветение *Microcystis* и начали появляться циклопы и дафнии. Около середины V среди жгутиковых было много *Trachelomonas volvocina* и вслед затем имело место цветение *Chrysocapsa*, в VI — цветение *Trachelomonas*. Летний планктон отличался обилием ракообразных, коловраток и *Trachelomonas*. Богатым микропланктон оставался и в IX. Урожай карпов, за вычетом посадочного веса, за полгода составлял 850 кг/га.

Представитель СССР Н. С. Строганов в докладе «Современные вопросы водной токсикологии» привел пример зависимости плодовитости потребителя от качества корма, в котором содержатся также водоросли, а именно: при питании Daphnia pulex дрожжами дафнии жили дольше и производили больше потомства, нежели при питании *Scenedesmus*. Плодовитость в первом случае была в 4—6 раз больше, чем во втором.

Делегатка Венгрии Коль (Kol) в докладе «О красном и зеленом снеге Альп» обобщила литературные данные, дав сводный список микроорганизмов и установив три разных типа красного снега Альп и один тип зеленого снега. Два типа красного снега с криобионтами *Chlamydomonas nivalis* и впервые для Европы *Ch. sanguinea* и третий с крифильной перидинеей *Gyrodinium pascheri*. Различные типы криовегетации занимают разную высоту над уровнем моря в разных широтах, различаются они и по оттенкам красного цвета и по окраске клеток.

Три доклада посвящены результатам исследования двух итальянских озер (Гарда и Лаго-Маджоре) и одного озера Югославии (Варна). Это доклады делегатов Италии — Анконы (d'Ankona) и В. Тонолли (V. Tonolli) и представителя Югославии — Голубика (Golubic).

Два доклада были посвящены водорослям соленых вод. Делегат Финляндии Хальме (Halme) в докладе «О лимнологических проблемах прибрежных вод Финляндии» обобщил результаты продукционно-биологических исследований бухты Пойо в 1936/1937 г., опубликованные им ранее в четырех статьях. Из них только статья 1958 г. специально посвящена фитопланктону. В ней освещаются состав и соотношение различных систематических групп водорослей, найденных в бухте в количестве 649 таксонов. Отмечается высокая потенциальная продуктивность планктона бухты, превосходящая таковую открытой Балтики, причем наиболее высокой продуктивностью отличается эпилимнион. По продуктивности бухта Пойо близка к озерам эвтрофного типа.

В докладе делегата Австрии Пешека (Pescheck) «К биологии соленых озер в области Нейзидлер-Зее» излагаются данные ежемесячных в течение двух лет исследований четырех соленых озер, отличающихся по степени минерализации, pH и прозрачности воды. Устанавливается уменьшение количества видов водорослей и других групп организмов с возрастанием минерализации, мутности и pH.

В трех докладах водоросли используются как биоиндикаторы истории и происхождения водоемов.

Делегат СССР Н. В. Кордэ в докладе «Характерные признаки стратификации донных осадков в озерах с разной проточностью» на основе разработанных ею и примененных методов химического и биологического анализа с учетом качественного состава и количественного развития водорослей, остатков животных и пыльцы описала характерные признаки стратификации донных отложений в озерах лесной зоны европейской и азиатской частей СССР. Диатомовые превалируют в отложениях озер глубоких, с притоком и стоком, синезеленые и зеленые нитчатки — в осадках небольших озер со слабым притоком или без притока. Протококковые особенно характерны для отложений мелких прудообразных заросших макрофитами озер с умеренной проточностью. Десмидиевые свойственны торфяным отложениям. Золотистые встречаются главным образом в отложениях озер с заболоченной литоралью. *Phacotus* характерен для осадков озер, содержащих в воде Ca.

Делегат ОАР Алим (Aleem) изложил результаты изучения экологии диатомовых из диатомитов, открытых автором в районе древнего озера Файюм. Эти отложения датируются предварительно как относящиеся к позднему палеолиту или раннему неолиту. В них обнаружено 128 таксонов пресноводных диатомовых. Экология последних позволяет характеризовать условия, в каких происходит отложение диатомитов, а именно: это имело место в условиях субтропического климата со средней температурой около 22.5°. Малое содержание аэрофильных диатомей исключает сколько-либо существенное выпадение дождя и наличие стока, выносящего такие формы в озеро из более высоких горизонтов. Большинство видов — алкалифильные или алкалибионтные. Имеются данные, указывающие, что вода в озере в период отложений была богата бикарбонатами и, вероятно, N и P. То, что планктонные формы более характерны для нижних слоев осадков, говорит о том, что уровень озера в период отложений был высоким. Бо́льшая часть видов поступает из бассейна Нила, многие из них — общие с диатомеями современных озер Центральной и Восточной Африки.

В докладе делегата Швейцарии Цюллига (Züllig) данные количественного анализа пигмента миксоксантофилла в буровых колонках из отложений различных швейцарских озер использованы для доказательства имевшего место развития в этих озерах синезеленых водорослей. Этот пигмент найден у многих синезеленых и сходен с афонином, изолированным из *Aphanizomenon flos aquae*. Он является одним из легко обнаруживаемых в осадках пигментом синезеленых. Попытка автора на основе количественного анализа этого пигмента в современных осадках Цюрихского озера получить сведения о развитии *Oscillatoria rubescens* подтвердилась количественными исследованиями планктона этого озера.

Четыре доклада были посвящены физиологии водорослей. Делегат ГДР Овербек (Overbeck) в докладе «Фосфатазы и их экологическое значение» рассмотрел интересный вопрос: могут ли водоросли использовать органически связанный P. Для ответа на этот вопрос применялась абсолютно чистая культура *Scenedesmus quadricauda*, истощенная в течение 24 часов в дистиллированной воде и помещенная в стерильный раствор с различными источниками P. Если *S. quadricauda* поглощал P в виде KH_2PO_4, то другие соединения P им не поглощались. Несмотря на присутствие у этого вида ряда фосфатаз, неповрежденные клетки не могли расщепить органические соединения P. Очевидно, фосфатазы у *S. quadricauda* находятся не на поверхности, а внутри клеток, и только при добавке взвеси бактерий фосфат отщеплялся и поглощался истощенными клетками. Возможно, в природной воде, в которой всегда имеются бактерии, поглощение клетками P этим путем вполне осуществимо. Однако в природной воде может

иметь место также и некоторая активность фосфатаз, освобождающихся благодаря автолизу и находящихся на поверхности водорослей.

Делегат Франции Виллере (Villeret) описал метаболизм азота мочевины у водорослей пресных вод. Культивировались 6 видов десмидиевых и 2 вида разножгутиковых на питательной среде, куда N доставлен в виде калийной соли мочевой кислоты, аллантоина и аллантоиновой кислоты. Все виды культивируемых водорослей, кроме *Pleurochloris commutata*, использовали различные формы N. Все десмидиевые использовали мочевую кислоту, но обнаруживали рост более замедленный, чем на нитратном азоте той же концентрации. Все десмидиевые и *Pleurochloris magna* используют N аллантоина и аллантоиновой кислоты, но с энзиматической точки зрения реагируют по-разному. Таким образом, доказано, что некоторые пресноводные водоросли могут использовать в качестве источника N глиоксилиные производные мочевины.

Делегат Израиля Жило (Shilo) вместе с женой (Shilo) сообщили о результатах своих интересных исследований осмотического лизиса у *Prymnesium parvum*, вызываемого слабыми электролитами. Названная хризомонада интересна по своим уникальным биологическим свойствам и по способности выделять токсины широкого спектра активности, вызывающие смертность рыб и других животных. Уже более ранние исследования тех же авторов показали, что литическое действие на *P. parvum* оказывают аммонийные соли, причем этот лизис обусловливается осмотическим механизмом. Такое же литическое действие оказывает уксусная кислота. Однако другие органические кислоты, например щавелевая и лимонная, при сходных условиях не вызывают лизиса. По-видимому, клеточная оболочка для данных кислот является непроницаемой. При фазово-контрастном микроскопе был прослежен ход морфологических изменений, ведущих к лизису при слабых электролитах. Эти изменения дали ценные сведения о внутренней архитектуре клетки и механизме лизиса. С несомненностью доказано, что лизис *P. parvum*, вызываемый слабыми электролитами, представляет осмотический процесс, причем его основной механизм обусловливается насосом, приводимым в действие разницей в наружном и внутриклеточном pH, который ведет к комбинированной аккумуляции слабой кислоты или слабого основания и их соответствующего иона в клетке.

Делегат Великобритании Фог (Fogg) вместе с Белчером (Belcher) в докладе «Физиологическое изучение одной μ-водоросли планктона» рассказали о результатах лабораторных исследований одной из тех μ-водорослей, которая, по наблюдениям Родэ (Rodhe, 1955), развивается зимой подо льдом в темноте в субарктических озерах Швеции. Эта водоросль культивировалась в виде абсолютно чистой культуры в среде Chu № 10 и была определена как *Chlorella pyrenoidosa* Chick. Определялось отношение скорости роста к интенсивности света и температуре в минеральной среде и в среде с M/100 глюкозой. Доказана неспособность водоросли расти хемотрофно в темноте, когда брались различные твердые среды с агаром, а в качестве субстрата для хемотрофного роста — соли различных кислот, сахара, крахмал в концентрациях M/100. Присутствие глюкозы, очевидно, не вызывало никакого заметного изменения в обычном отношении скорости роста к температуре и интенсивности света.

Методом C_{14} установлено, что при 20° и 12 000 метр-свечей, 12% углерода, фиксированного активно растительной клеткой при фотосинтезе, выделялось в растворенной внеклеточной форме. Авторы считают, что расы *Ch. pyrenoidosa*, изолированные ими, по-видимому, облигатно фототрофны. Если они развиваются зимой подо льдом при низкой интенсивности света, то это объясняется наличием некоторых растворенных органических веществ, служащих субстратом для хемотрофного питания. Эти растворенные органические вещества освобождаются в значительном количестве в виде внеклеточных продуктов фотосинтеза летом и, возможно (хотя это не доказано), могут быть использованы μ-водорослями зимой.

Один доклад был посвящен оценке водорослей как трофического звена. Представитель Венгрии Геллерт (Gellert) от себя и от имени Тамас (Tamas) охарактеризовал трофические связи между ресничными инфузориями и диатомовыми литоральных кос оз. Балатон. Косы восточного берега защищены от воздействия вод пелагиали озера, косы южного берега открыты для этого воздействия. На первых из них 40% инфузорий питались бактериями, 29% — диатомовыми, на вторых 36% питались бактериями и только 7% диатомовыми. Питание зелеными водорослями у восточного берега было незначительным, а на южном поднималось до 56%. Таким образом, в косах оз. Балатон пищевые цепи состоят из бактерий, пополняясь за счет диатомовых и зеленых водорослей в зависимости от местных условий.

Два доклада были посвящены водорослям перифитона. Гость конгресса из США Кастенхольц (Castenholz) изложил результаты изучения сезонных изменений продукции морских литоральных диатомовых с помощью метода стеклянных пластинок, погруженных на 2 или 4 недели в морскую воду у берегов Орегона. Мерой продукции служила величина общего веса массы прикрепленных водорослей без золы. Другим показателем продукции служило спектрофотометрическое содержание хлорофилла. Рассмотрено действие различного субстрата, положения стекол и продолжительности погружения. Наблюдается небольшая разница в продукции диатомовых на гладком стекле, на матовом стекле, на гладкой и матовой пластинках из плексигласа, на пластинках с темным и светлым фоном. Неодинакова продукция обрастаний на горизонтально и вертикально ориентированных пластинках. Если в озерах горизонтальные пластинки неизменно содержали в 6—12 и больше раз материала, чем вертикальные и на нижней стороне больше, чем на верхней, то в море, наоборот, вертикальные пластинки по количеству прикрепленного материала превосходили горизонтальные. Осенью пластинки, обращенные на юг, содержали больше материала, чем пластинки, обращенные на север.

Скорость обрастания за 4-недельный период была выше в пресных и ниже в соленых озерах. В соленых озерах и в море 4-недельный период был слишком велик при высокой продукции, так как обычно имели место смыв и отставание от субстрата.

Представительница Польши Висоцка (Wysocka) сообщила о результатах использования обрастаний на стеклянных пластинках в качестве показателя загрязнения рек. Пластинки опускались на глубину около 20 см, извлекались из воды через 3—7—10 дней, материал фиксировался и исследовался под микроскопом. При количественных расчетах за единицу принималась площадь пластинки в 1 см². Устанавливалось, по Кольквитцу и Либману, соотношение сапробов и пантосапробов в процентах, определялась общая численность компонентов обрастаний, численность железобактерий и наличие солоноватоводных диатомей. Результаты представлены в виде карты, где в изученных профилях указан процент участия сапробов и пантосапробов в виде секторов круга. Установлено, что структура перифитона на пластинках за несколько дней достаточно показательна для оценки степени загрязнения текучих вод.

В итоге сделанного обзора необходимо отметить, что не все доклады представляли достаточно широкий интерес для альгологов и гидробиологов. К докладам, посвященным исключительно водорослям и первичной продукции, относятся 33 сообщения. Остальные 16 докладов касались не одних только водорослей и первичной продукции, но анализировали и другие группы организмов, т. е. вторичную продукцию; водоросли в этих докладах часто занимали подчиненное положение или привлекались только как один из важных компонентов всего гидробиологического комплекса. Особо следует выделить следующие доклады: по 1-й секции — доклады Винберга, Оле, Волленвейдера, Ланда и обзорные сообщения Роде и Едмондсона; по 2-й секции — доклады Циммермана, Кюля и Манна, Гайраля и Мазанкоурта и обзорное сообщение Шмитца; по 3-й секции интересны были доклады Персонса и Кэмпбелла, Ролла и Цееба и обзорное сообщение Жадина. Среди докладов 4-й секции выделяются сообщения Ливии Тонолли, Ернефельта, Кордэ, Алима, Кожова, Овербека, Жило и Жило, Фога и Бельчера, Голубика, Кастенхольца и Висоцка.

Зоологический институт
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 1 X 1963).

УДК 006.3 : 581.112+581.13

МЕЖДУНАРОДНЫЙ СИМПОЗИУМ В ПРАГЕ 30 IX—7 X 1963 г. ПО ВОДНОМУ ДЕФИЦИТУ РАСТЕНИЙ

Проблема водного режима растений вызывает большой интерес у исследователей различных стран главным образом в связи с засухо- или морозоустойчивостью и продуктивностью растений. Одной из наиболее важных частей этой обширной проблемы, развивающейся в различных направлениях, является водный дефицит растений. На разностороннем рассмотрении явления водного дефицита, влияния его на фотосинтез, обмен веществ и другие важнейшие стороны жизнедеятельности растений и было сосредоточено внимание собравшихся ученых.

Симпозиум по водному дефициту растений был организован Институтом экспериментальной ботаники Академии наук Чехословакии. В работе симпозиума, состоявшегося в г. Праге с 30 IX по 7 X 1963, принимали участие 60 ученых из СССР, Чехословакии, Польши, ГДР, ФРГ, Австрии, Шотландии, Нидерландов, Швеции и Норвегии. Делегация СССР была представлена докт. биолог. наук Н. А. Гусевым (г. Казань, Биологический научно-исследовательский институт Казанского университета), канд. биолог. наук В. М. Свешниковой и В. П. Боженко (г. Ленинград, Ботанический институт АН СССР), Б. Б. Вартапетяном и Г. В. Лебедевым (Москва, Институт физиологии растений АН СССР).

Работа симпозиума проводилась в четырех направлениях: 1) водный дефицит и поглощение воды растениями (5 докладов); 2) водный дефицит в клетках, тканях и растениях (8 докладов); 3) водный дефицит и физиологическая активность (13 докладов); 4) водный дефицит и водный баланс растений (6 докладов).

Первая серия докладов — «Водный дефицит и поглощение воды растениями» — была посвящена вопросам измерения сосущей силы почв и поглощения воды корнями, концентрации клеточного сока у растений, произрастающих при различном дефиците почвенной влажности.

В докладе **В. Мюллер-Штоль** (W. R. Müller-Stoll, DDR, Potsdam-Sanssouci. Inst. f. Kulturpflanzenforschung) были показаны результаты интересных в экологическом отношении опытов: доказывалась возможность интерцеллюлярного поглощения водяных паров корнями, находящимися в замкнутых сосудах, где воспроизводилась обстановка тумана (листья не имели контакта с влажным воздухом); в одном из вариантов опыта создавались температурные колебания с тем, чтобы выяснить и поглощение воды, образующейся в результате конденсации.

И. Улегла с сотрудниками (I. Úlehla, Czechoslovakia, Pohořelice u. Brna, Vyzkumná stanice základní agrotechniky a ihnojenii) изложили результаты изучения интенсивности выделения пасоки и дефицита пасоки у кукурузы и пшеницы при раз-

личной густоте посева. Авторы считают, что начало экссудации определяется дефицитом сока в корневой системе.

И. Вацлавик (I. Václavík, Czechoslovakia, Praha, Inst. exp. Bot.) проводил параллельно измерения осмотического давления, фотосинтеза и дыхания в контролируемых условиях влажности почвы (30, 50, 75%) и установил зависимость между влажностью почвы, величиной осмотического давления и ростом кукурузы. Отмечается довольно быстрая реакция растений на полив, причем эта реакция обусловлена не только изменением влажности почвы, но также и изменением атмосферных условий. Отклонения в концентрации клеточного сока становятся более отчетливыми при влажности почвы ниже 50%, однако прямо они не соответствуют водному дефициту растений.

И. Нечас (I. Nečas, Czechoslovakia, Valečov Vyzkumny ustav bramborarsky) остановился в своем сообщении на взаимоотношениях влажности почвы и осмотического давления клеточного сока в отдельных органах растения картофеля. Судя по изменению величины осмотического давления, при остром уменьшении или увеличении почвенной влажности (между 33 и 70%) в различные стадии развития не было обнаружено заметной реакции растений в смысле концентрации его клеточного сока. Из этого следует, что регулирование осмотического давления не является главным репрезентивным средством в водном балансе картофеля.

Вторая серия докладов — «Водный дефицит в клетках, тканях и растениях» — затрагивала более широкий круг вопросов, касающийся различных сторон водного режима: водного дефицита в связи с транспирацией, относительной влажностью и температурами воздуха; водного обмена, состояния воды в растениях и гидратуры; взаимосвязи водного режима с обменом веществ и др.

П. Везерли (P. E. Weatherley, Scotland, Old Aberdeen Dept. Bot.) исследовал влияние почвенных и атмосферных условий на водный дефицит и транспирацию растений, использовав для этого горизонтальный кондиционер (ветровой туннель), в который были вмонтированы регистрирующие весы, учитывающие транспирацию помещенных на них растений. С помощью кондиционера создавались постоянные условия влажности, температуры воздуха и скорости ветра. Одновременно измерялись относительная тургесцентность тканей листа, водный дефицит, скорость транспирации, испарение. В результате был установлен характерный водный потенциал и выяснено, что величина водного потенциала листьев зависит в основном от величины влажности почвы. Важное значение при этом придается сопротивлению корней («root-resistance»).

М. Рыхновская (M. Rychnovska, Czechoslovakia, Brno, Bot. Inst. Czechosl. Acad. Sci.) сделала сообщение о засухоустойчивости и распространении некоторых степных растений в связи с их водным дефицитом и обратимым водонасыщающим дефицитом. Было обнаружено, что одна группа растений способна полностью восстанавливать водный дефицит, достигая первоначального содержания воды в листьях; другие виды, с возрастанием водного дефицита, увеличивают водоемкость тканей листьев, причем содержание воды после насыщения оказывается выше, чем вначале. Эти различия определяют неодинаковую экологическую амплитуду и географическое размещение изученных видов. Так, виды типично континентальные обладают способностью дополнять свой запас воды и в случае значительного водного дефицита; виды с ареалом океанического характера этой способностью не обладают.

Г. Хиген (G. Hygen, Norway, Vollebekk, Bot. Inst.) обратил внимание на то, что вечнозеленые хвойные породы переносят продолжительные морозы, когда водоснабжение прерывается из-за замерзания почвы, и тем не менее при таких условиях регистрируется значительная транспирация побегов. Изучая водный дефицит и транспирацию, Хиген показал, что в зимнее время сильная потеря воды имеет место и при низкой температуре и замерзшей почве. Оказалось, что скорость транспирации такова, что если бы не было поглощения воды извне, то наблюдалось бы высыхание растений.

Общая сумма потерь воды на транспирацию в несколько раз больше содержания ее в хвоинках. Пополнение водой могло происходить либо с помощью поверхностной адсорбции, либо путем движения по ксилеме. Гипотеза нашла свое подтверждение в опытах, где инъецирование окрашенного раствора в замерзшие хвои показало наличие проводимости и, следовательно, поглощение воды корнями из замерзшей почвы. Это явление может играть существенную роль в водном балансе и жизненности вечнозеленых пород в районах с суровым зимним режимом.

В докладах **Б. Б. Вартапетяна и Г. В. Лебедева** (СССР, г. Москва, Институт физиологии растений АН СССР) были рассмотрены результаты исследований водообмена растений с помощью тяжелой воды. Вартапетяну путем использования различных форм меченой воды удалось показать, что внутриклеточная вода у одноклеточных и многоклеточных организмов подвергается быстрому и полному обмену на внешнюю жидкую воду. Органы высших растений могут обменивать внутриклеточную воду на пары атмосферной влаги, причем у несуккулентных органов этот обмен происходит со значительно более высокой скоростью, чем у суккулентных. Значение этого феномена для возможности использования атмосферной влаги растениями требует дальнейшего исследования. Водный дефицит некоторых организмов в какой-то степени может быть компенсирован водой эндогенного происхождения, возникающей в клетках путем биосинтеза ее из газообразного кислорода атмосферы и водорода, субстрата окисления при дыхании.

Н. А. Гусевым (СССР, г. Казань, Биолог. инст. Казанского филиала АН СССР) были освещены результаты изучения динамической характеристики состояния воды в растениях, взаимосвязи различных фракций воды с азотным обменом растений при различных условиях водоснабжения. Автор считает, что разделение воды на свободную и связанную достаточно условно. Более целесообразно характеризовать различные фракции воды в растении силами их удержания и поэтому следует показывать взаимосвязь между факторами напряжения (водоудерживающие силы) и факторами емкости водного режима (количество удерживаемой воды). Характеризуемое таким образом состояние воды в растении находится в зависимости от условий жизни растения (питания, водоснабжения, температуры). Основной внутренней причиной, вызывающей изменения в состоянии воды, является изменение в обмене веществ, в свою очередь обусловленное внешними воздействиями.

В докладе **В. Шеумана** (W. Scheumann, DDR, Graupa bei Pirna. Inst. f. Forstwissenschaften) была дана характеристика состояния водного режима лесных пород на основании серии исследований над гидратурой в понимании Г. Вальтера. Сопоставлялись дневная и годовая ритмика колебаний температур, накопления сухого вещества и осмотическое давление у отдельных экземпляров популяции тополя. Было показано, как эти показатели перестраиваются при оптимальном и угнетенном росте.

Л. Натр (L. Natr, Czechoslovakia, Kroměříž, Vyzkumny ustav obilnářsky) занимался изучением влияния различной относительной влажности воздуха на возникновение водного дефицита у отрезанных листьев растений.

Третья серия докладов — «Водный дефицит и физиологическая активность» — была наиболее обширной. Основное внимание сосредоточивалось на обсуждении соотношений между водным дефицитом, уровнем гидратации и скоростью фотосинтеза, а также на влиянии водного дефицита на взаимоотношения между усвоением CO_2 и транспирацией и интенсивностью фотосинтеза при различном уровне почвенной влажности (от недостаточной до оптимальной). Значительное внимание уделялось сравнительному изучению роста и водного режима сеянцев древесных пород с различным осмотическим потенциалом в сфере их корневой системы и раскрытию связи между водным дефицитом и завяданием; водному дефициту и движению устьиц; роли микроэлементов в компенсации водного дефицита.

Так, **Б. Славик** (B. Slavik, Czechoslovakia, Praha, Inst. exp. Bot.) на основании измерения соотношения между относительным содержанием воды, осмотическим потенциалом и скоростью фотосинтеза выяснил влияние уменьшающегося уровня гидратации на скорость фотосинтеза у печеночников. Оказалось, что падение гидратации фотосинтезирующих тканей ограничивает ассимиляцию CO_2 даже в условиях отсутствия устьиц у растений, и что скорость фотосинтеза падает с ослаблением водного дефицита. Таким образом, гидратация фотосинтезирующих тканей ограничивает скорость фотосинтеза непосредственно, без вмешательства устьиц.

И. Чатский (I. Čatsky, Czechoslovakia, Praha, Inst. exp. Bot.) доложил о водном дефиците и скорости фотосинтеза в зависимости от возраста листа завядающего растения (тыква, кормовая свекла) при уменьшении воды в почве. Изменяя скорость фотосинтеза и дефицита водного насыщения в листьях, Чатский установил, что увеличение водного дефицита сопровождается уменьшением продуктивности фотосинтеза; при этом фотосинтез молодых листьев растений падает более медленно по сравнению со взрослыми листьями. Наибольший фотосинтез наблюдается у насыщенных водой взрослых листьев, а у завядших растений — у молодых листьев.

В. Лархер (W. Larcher, Austria, Innsbruck, Inst. Bot.) в своем сообщении остановился на взаимоотношениях между водным дефицитом, транспирацией и усвоением CO_2, накоплением сухого вещества и водоснабжением у различных травянистых растений и деревьев в полевых условиях. Измерялись интенсивность транспирации, водный дефицит, нарастание сухого вещества в связи с фотосинтезом. Было показано, что при ухудшении водоснабжения почв опытные растения способны уменьшать свой расход воды. Степень выраженности этого явления носит индивидуальный и видовой характер.

Г. Польстер (H. Polster, DDR, Graupa bei Pirna, Inst. f. Forstwissenschaften) доложил о влиянии высыхания почвы на жизненность древесных пород. Опыты проводились на клонах тополя и некоторых хвойных, при влажности почвы в 60, 45, 25 и 15%. Оказалось, что с увеличением водного дефицита фотосинтез падает (netto-assimilation). Степень жизненности растений проявляется через ограничение дефицита, с помощью устьичной регуляции, сокращения скорости транспирации и величины netto-assimilation.

З. Шестак (Z. Šestak, Czechoslovakia, Praha, Inst. exp. Bot.) сообщил о взаимозависимости между содержанием хлорофилла, скоростью транспирации и интенсивностью фотосинтеза в течение периода вегетации у кукурузы, произрастающей при различном уровне почвенной влажности. Было показано, как расходование воды влияет на содержание хлорофилла.

Л. Натр, П. Козалова (L. Natr. I. Konsalova, Czechoslovakia. Kroměříž Vyzkumny ustav obilnarsky) представили материалы о водном дефиците у интенсивно ассимилирующих растений при хорошем водоснабжении и влиянии общей оводненности растений на концентрацию клеточного сока, состояние устьиц. Основной задачей было установить сортовую физиологическую специфику у ряда видов культурных растений.

П. Джервис и М. Джервис (P. Jarvis and M. Jarvis, Sweden, Uppsala, Inst. physiolog. Bot.) доложили о водном потенциале листьев, дыхании и росте корней сеянцев древесных пород (*Populus*, *Pinus*, *Picea*, *Betula*) при воспитании их в водных и почвен-

ных культурах с солевыми растворами, имеющими различную концентрацию. Оказалось, что низкий осмотический потенциал в сфере корневой системы вызывал уменьшение относительной скорости роста у всех видов. Дыхание корней у березы при уменьшении осмотического потенциала в сфере корней обычно более сильное, чем у тополя; у сосны, напротив, дыхание корней при убывании осмотического потенциала более ограничивается, чем у ели и т. д. Наиболее детально изучались береза и тополь, у этих пород, помимо перечисленных показателей, изучались площадь листьев, отношение побегов к корням, скорость netto-assimilation, водный потенциал листьев, апертура устьиц, метаболизм веществ.

Доклады **И. Соляровой** (I. Solarowa, Čzechoslovakia, Praha, Inst. exp. Bot.) и **П. Стребейко** (P. Strebeyko, Poland, Warszawa, Inst. Plant-Physiolog.) касались гидрореакции устьиц при водном дефиците у листьев разных ярусов при различной интенсивности освещения и транспирации в течение завядания. Завядание вызывалось уменьшением содержания воды в почвах. При этом констатировалось падение интенсивности транспирации; устьица закрываются при водном дефиците в 12%. Было найдено, что водный дефицит, при котором начинается гидроактивное закрывание устьиц, зависит от возраста листьев, а также было установлено, что при завядании водный дефицит молодых листьев значительно ниже, чем у взрослых. Тем не менее у молодых листьев устьица открыты даже при очень высоком водном дефиците.

Стребейко анализировал, кроме того, методические вопросы, касающиеся состояния устьиц, и показал прибор, позволяющий определять проницаемость листьев для воздуха. Основным индексом водного дефицита Стребейко считает степень отверстости устьиц.

В третью же серию докладов входили сообщения В. П. Боженко, осветившей результаты новых исследований в области влияния некоторых микроэлементов на нуклеиновый обмен и рост растений при различных условиях водоснабжения и О. Майерник (O. Majernik, Čzechoslovakia, Bratislava, Inst. Bot. Slovak. Akad. Sci.) о влиянии ранений и инфекций на состояние устьиц, транспирацию и поглощение воды растениями.

Четвертая серия докладов — «Водный дефицит и водный баланс растений» — касалась проблемы водного дефицита и водного баланса растений. Рассматривались сортовые различия культурных растений, выявленные путем получения многочисленных статистически обработанных кривых транспирации; материалы по водному бюджету разных видов растений; водный баланс растений как гидрологическое явление; проблема экономии воды растениями.

В докладах **М. Пенка** (M. Penka, Čzechoslovakia, Brno, Univ. I. E. Purkyne) были показаны результаты больших экспериментов, выполненных в полевых условиях и вегетационных установках; выяснилось, что изменения в ходе транспирации следуют за изменениями в водоснабжении. Кривые транспирации с максимумом в полдень преобладают во всех случаях индивидуального развития растения, в то время как кривые с минимальной транспирацией в полдень встречаются в периоды цветения, а также спорадически при быстром росте, особенно, когда внешние факторы (почвенная засуха, сильный свет, тепло) сильно тормозят развитие и рост растений. Транспирация высока в начальный период развития и заметно падает в последующие стадии (за исключением цветения).

М. Жеманек (M. Zemánek, Čzechoslovakia, Kroměřiž Vyskumny ùstav obilnářsky) также занимался изучением различий в водном режиме растений на основании большого количества кривых транспирации.

В. Виссер (W. C. Visser, Netherlands, Wageningen Inst., Land und Water Management Res.) рассматривал водный баланс растений как гидрологическое явление и устанавливал связанные с водным режимом растений и почвы параметры транспирации. Показывался неавтономный эффект устьиц. Последние выступают в качестве активных регуляторов эвакотранспирации только при нормальном поступлении воды из почвы и известной влажности воздуха. Открытие устьиц является не свободно варьирующим процессом и подчиняется влиянию факторов — эвапотранспирации и поглощения воды растениями в различных частях почвенного профиля. В целом вычисление константы активности растения является сложной задачей.

Р. Цвикер (R. Zwicker, DDR, Leipzig, Inst. f. Acker und Pflanzenbau) был поставлен вопрос о проблеме экономии воды у растений овса. Изучая влияние различных доз азота и освещения на гидратуру и транспирацию, Цвикер доказала возможность регулирования скорости транспирации.

В докладе **В. М. Свешниковой** (СССР, г. Ленинград, Ботанический институт АН СССР) рассматривалась экологическая сторона водного режима характерных растений пустынных степей Казахстана. Были показаны особенности водного баланса у нескольких видов полыни в связи с их приспособлением к существованию в засушливых условиях.

В значительной части прочитанных на симпозиуме докладов ученые различных стран основное представление о водном режиме растений строили главным образом на основе осмотических концепций и касались таких сторон водного режима, как дефицит воды, общее содержание воды, осмотическое давление клеточного сока, гидратура, транспирация, состояние устьиц, скорость выделения пасоки. Во многих докладах раскрывалась взаимозависимость между фотосинтезом, дыханием и ростом растений, устанавливались и взаимоотношения между главными физиологическими функциями — водным режимом и фотосинтезом как основы продуктивности растительного организма в условиях водного дефицита. Вопрос о состоянии воды в растениях как основе современного учения о водном режиме растений затрагивался лишь в докладе советского ученого **Н. А. Гусева.**

В общей заключительной дискуссии участниками симпозиума был высказан ряд кардинальных положений по проблеме водного режима растений. Так, например, Гусевым подчеркивалась необходимость изучения роли живой протоплазмы в водном режиме, что связано как с определением количества воды, так и состоянием воды в растении. Это возможно лишь на базе исследований не только осмотических, но и биохимических и термодинамических закономерностей водного режима.

Б. Славик, Ю. Чатский, П. Улегла и др. развивали мысль о необходимости в дальнейшем глубже раскрывать взаимоотношения водного режима и состояния воды в клетках с обменом веществ и биохимией процессов набухания клеток. При этом роли водного дефицита придается значение как одному из физиологических признаков, наиболее чутко реагирующему на влияние окружающей среды.

В выступлениях **П. Везерли, В. Виссера, В. Мюллер-Штоль** подчеркивалась важность исследования потока воды, значение градиентов, определяющих движение воды от корневой системы к листьям, нахождения корреляций между факторами окружающей среды и реакцией на них растений. Указывалось при этом на необходимость применения статистического учета и выявления доказанных коэффициентов. **Р. Лархер, Майнл** и др. отмечали, что одной из основных проблем в исследовании такой важнейшей стороны жизнедеятельности растений, как водный режим, является методика исследования и техника определения; необходимость разработки методов работы с неповрежденными растениями; изучение водного хозяйства растений в экологическом аспекте.

Следует подчеркнуть, что большим достоинством исследований, материалы которых были доложены на симпозиуме, являлись высокая точность применяемой методики и использование современной техники, что придает полученным данным высокую степень надежности.

Результаты исследований, изложенных в большинстве докладов, получены в контролируемых условиях с использованием фитотронов, вегетационных установок с автоматической записью важнейших функций (интенсивности фотосинтеза, транспирации, водного дефицита) и современных измерительных приборов.

Участникам симпозиума была предоставлена возможность ознакомиться с рядом научно-исследовательских и учебных учреждений Чехословакии. В Праге удалось посетить лабораторию водного режима и фотосинтеза Института экспериментальной ботаники Чехословацкой академии наук и кафедру физиологии растений Пражского университета; здесь были показаны участникам интересные установки и приборы: малогабаритные камеры искусственного климата, различного типа инфракрасные газоанализаторы; прибор для определения сосущей силы растений и почв (по упругости пара, учитываемого с помощью термопары, и высокочувствительного гальванометра), прибор автоматической регистрации интенсивности транспирации и поглощения воды растениями.

В г. Кромержиж участники симпозиума ознакомились с работой Научно-исследовательского института зерновых культур, где в лабораториях биохимии, водного режима и фотосинтеза, иммунитета, изучаются кардинальные вопросы жизнедеятельности растений, возделываемых на различном агротехническом фоне. В г. Брно ими были посещены кафедра физиологии и генетики Университета, Музей им. Менделя, филиал Ботанического института Чехословацкой академии наук, Высшая техническая школа. В лаборатории экологии Ботанического института с помощью физиологических методов проводятся интересные исследования причинного анализа распределения и фитоценотической роли некоторых видов степных растений. На кафедре физиологии лесотехнического факультета Высшей технической школы ведутся детальные исследования водного режима травянистых растений.

Наконец, участники симпозиума получили возможность совершить интересную 3-дневную экскурсию по Южной Богемии и Моравии и посетили ряд городов, интересных в историческом отношении: Табор, Индржихув Градец, Телч, Славков, Кромержиж, Кутна Гора.

В заключение следует отметить прекрасную организацию работы симпозиума известными физиологами — доктором Б. Славик и И. Чатским.

В. М. Свешникова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 10 II 1964)

ХРОНИКА

УДК 006.3:581.9

БОТАНИЧЕСКИЕ ДОКЛАДЫ НА ПЕРВЫХ ТАНФИЛЬЕВСКИХ ЧТЕНИЯХ

29 ноября—1 декабря 1963 г. в Одессе состоялись первые Танфильевские чтения, организованные Одесским университетом в память замечательного географа и ботаника нашей страны Г. И. Танфильева (1857—1928). В чтениях приняли участие научные работники Москвы, Тарту, Львова, Уфы и других городов, в той или иной степени изучающие вопросы, связанные с научным наследием этого выдающегося ученого. Заседания проходили в новом здании биологического и географического факультетов Одесского университета. На пленарном и трех секционных заседаниях было заслушано свыше тридцати докладов, посвященных различным отраслям географии, биогеографии и ботаники.

С. Т. Белозоров (Одесса) особо подчеркнул значение комплексных экспедиций В. В. Докучаева и его помощников — Г. И. Танфильева и Г. Н. Высоцкого — в развитии современных комплексных физико-географических исследований, а также роль Танфильева как одного из первых отечественных геоботаников. **А. Ф. Куракин** (Пермь) остановился на работах Танфильева, посвященных Западной Сибири, показав неуменьшающуюся ценность их в наше время. О Танфильеве как создателе современного болотоведения говорил **С. Н. Тюремнов** (Москва), он информировал участников чтений о работе международного конгресса по торфу летом 1963 г. и отметил особые успехи советских исследователей в вопросах классификации видов торфа и генетической классификации болот. Ведущая роль советских ботаников в развитии торфоведения и болотоведения была оттенена также в докладе **М. И. Нейштадта** (Москва) о международных конгрессах по изучению торфа и болот. В другом докладе Нейштадт показал перспективность использования радиоактивного метода (с учетом C^{14}) в определении абсолютного возраста болот, возможность уточнения таким путем цифр, добытых другими методами (археологическим и др.).

Флористическим вопросам были посвящены сообщения **М. А. Бассарской** (Одесса) и **В. В. Иванова**. Бассарская рассказала о работе ботаников Одесского сельскохозяйственного института над созданием нового определителя растений окрестностей Одессы. Сравнение современной флоры этого района с материалами П. С. Шестерикова (1912 г.) показало исчезновение за прошедшие 50 лет многих, ранее отмеченных видов, и появление ряда новых, заносных сорных растений. **В. В. Иванов** (Уральск) отметил своеобразие флоры и растительности Северного Прикаспия; констатируя явное преобладание в них элементов северного происхождения, он показал, что основными путями проникновения этих элементов и формирования флоры были северные и северо-западные.

В ряде докладов освещались геоботанические проблемы. **В. Г. Танфильев** (Ставрополь) дал яркую характеристику растительного покрова Ставропольского края, подчеркнув его разнообразие. Он указал на необходимость охраны отдельных исчезающих видов растений и их сообществ. **Л. В. Климентов** (Одесса) вполне обоснованно подверг критике существующие определения «плавней». По его мнению, плавнями следует называть безлесные, топкие заросли корневищных гелофитов, преимущественно тростника, в низовьях южных рек. Он обратил внимание на необходимость их охраны и бережного использования. В докладе **И. А. Крупеникова** (Кишинев) была освещена генетическая типология лесных почв Молдавии — от наиболее древних (возможно, третичных) бурых лесных почв Кодр и серых лесных почв под дубравами и грабовыми дубравами до сравнительно молодых мезофитно-лесных и ксерофитно-лесных черноземов под осветленными лесами — «гырнецами». **И. В. Кадильников** (Уфа) охарактеризовал своеобразные степи Башкирии. Их происхождение и сохранение он объяснил геологическими и климатическими изменениями в постгляциале, а позже — также деятельностью человека.

Геоботанические признаки являлись, по существу, основой заслушанных докладов по классификации ландшафтов. **К. И. Геренчук** (г. Львов) выделил на территории Украинской и Молдавской ССР около 90 видов ландшафтов, объединенных в шесть типов: а) полесский, б) широколиственно-лесной, в) лесостепной, г) степной, д) пойменный, е) горный. Для обозначения видов ландшафтов докладчик вполне резонно предложил использовать давно принятые географические названия: ингульский, приазовский, асканийский, каховский и т. д. В докладе **Л. И. Воронай** (Г. Черновицы) были показаны различные группы ландшафтов юго-западного сектора Украинской ССР; они могут быть сведены в 12 основных типов, в свою очередь объединяемых в три подзоны: 1) северостепные среднеувлажненные разнотравно-ковыльные ландшафты на обыкновенных черноземах; 2) центральностепные, недостаточно увлажненные типчаково-ковыльные ландшафты на южных черноземах; 3) южностепные, засушливые, полынно-ковыльные ландшафты на темно-каштановых и каштановых почвах. **В. Н. Верина** (г. Кишинев) предложила подробное районирование бассейна р. Реут, основанное на 14 видах степных и лесостепных ландшафтов, выделяемых по почвам, растительности и рельефу.

Все прослушанные доклады вызвали у присутствующих живой интерес. Следует отметить четкое, хорошо организованное проведение чтений, что является заслугой одного из главных их организаторов — проф. С. Т. Белозорова, и творческую, теплую атмосферу всех заседаний.

Участники чтений присутствовали на открытии памятника, сооруженного на могиле Танфильева на средства, собранные по подписке научной общественностью нашей страны.

Последний день чтений был посвящен экскурсии в Днестровские плавни, которой руководил Л. В. Климентов, ознакомивший ее участников с этим интересным типом растительности.

Участники чтений выразили благодарность их организаторам, в частности Белозорову, и вынесли единодушное решение о проведении очередных Танфильевских чтений через пять лет — в 1968 г.

В. В. Иванов.

Уральский педагогический институт.

(Получено 6 I 1964).

УДК 006.3 : 581.9

ВОПРОСЫ ГЕОБОТАНИКИ НА КОНФЕРЕНЦИИ МОЛОДЫХ ГЕОГРАФОВ СИБИРИ И ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

С 12 по 15 февраля 1964 г. в Иркутске проходила Вторая научная конференция молодых географов Сибири и Дальнего Востока. Для участия в конференции прибыло более 100 человек из разных городов Советского Союза: Москвы, Новосибирска, Иркутска, Якутска, Омска, Томска и многих других. Всего было заслушано 60 докладов, касающихся географических исследований различного аспекта. Немаловажное значение в системе географических исследований Сибири и Дальнего Востока отводится проблеме изучения растительного покрова. Этим вопросам было посвящено 14 докладов.

Конференция открылась сообщением чл.-корр. АН СССР **В. Б. Сочавы** на тему «Научный поиск в современной географии». Ряд положений этого доклада имеет прямое отношение к геоботанике. Одной из важнейших задач является разработка теоретических вопросов, связанных с динамикой географической среды, в том числе и растительного покрова. В геоботанике генетический критерий должен применяться одновременно с динамическим.

Для обслуживания нужд современного хозяйственного строительства необходима обширная ботанико-географическая информация. В связи с этим очень важны поиски форм и способов использования «памяти» электронных машин, а также путей автоматизации сбора информации.

Очень существенно изучение функциональных связей между растительностью и другими компонентами геосистемы в целях познания присущего геосистемам процесса саморегуляции. Это открывает возможность применения в геоботанике и ландшафтоведении кибернетических методов. Докладчик касался также перспектив моделирования физико-географических фаций и растительных группировок с оптимальными с точки зрения использования показателями.

Большое внимание Сочава уделил в своем сообщении одному из основных методов изучения растительного покрова — картографированию. Составление карт растительности разных масштабов для районов Сибири и Дальнего Востока поставлено им перед геоботаниками в качестве первоочередной задачи.

Доклады, в которых затронуты вопросы изучения растительности, по характеру проведенных исследований можно подразделить на две группы, региональные доклады и доклады, касающиеся стационарных геоботанических исследований.

К докладам первой группы относится региональный доклад **Г. А. Зверевой** «Основные закономерности распределения растительности в районе железной дороги Абакан-Тайшет». В связи с предстоящей интенсификацией освоения территорий, прилегающих к трассе Абакан-Тайшет, были проведены исследования по выявлению естественной кормовой базы с целью дачи правильных практических рекомендаций по хозяйственным мероприятиям. В докладе приводится интересный профиль распределения растительности от Минусинской котловины, через хребты западной части Восточного Саяна, через Канско-Усольскую впадину до южной оконечности Средне-Сибирского плоскогорья.

Вопрос о зональной границе тайги Средней Сибири освещался в докладе **А. В. Белова** «О южной границе тайги Средней Сибири». На основании анализа материалов

по растительности и климату автор выделяет пояс Предсаянских подгорных сухих сосновых лесов, являющийся первым в спектре вертикальных поясов Восточного Саяна. Территориально он соответствует подзоне подтайги и островных лесостепей, выделявшихся ранее в литературе.

Геоботаническое картографирование представлено докладом **А. В. Гаращенко** «Опыт составления мелкомасштабной обзорной геоботанической карты на примере северных районов Забайкалья». В нем раскрыты принципы и методы, положенные автором в основу при составлении геоботанических карт для малоизученных районов Забайкалья; приводится разработанная им легенда растительности для этих районов и фрагменты карт. Составленные автором карты входят частично в Карту растительности Забайкалья, составляемую коллективом авторов для комплексного «Атласа Забайкалья».

Большой фактический материал по растительности крупных регионов приведен в докладах **Т. С. Тихоновой** «Опыт ландшафтной характеристики хребта Иолго (Горный Алтай)» и **В. И. Никонова** «Некоторые особенности природных условий территории Пиванского лесничества». Оба доклада построены на материалах исследований, посвященных организации государственных заповедников, по типу национальных парков США и Чехословакии.

Стационарным исследованиям была посвящена вторая группа докладов. Одним из существенных вопросов в этом плане является поиск количественных показателей для установления ассоциаций и групп ассоциаций. Этому был посвящен доклад **Ю. О. Медведева** «Некоторые результаты геоботанических наблюдений на ключевых участках южной тайги». Автор предлагает выделять ассоциации по присущему им «синузиальному спектру», причем особое внимание при этом уделяется площади, занятой каждой синузией.

Ряд вопросов, связанных с проблемой стационарного определения продуктивности растительных сообществ, затронут в докладах **В. Г. Волковой** «К методике определения продуктивности надземной части травостоя степей» и **В. Д. Утехина** «Постановка геоботанических исследований на стационаре по геофизике ландшафта».

В первом докладе разобраны достоинства и недостатки методик, ранее применявшихся на стационаре Института географии Сибири и Дальнего Востока, и предложен ряд усовершенствований к ним, апробирование которых будет проведено в новом полевом сезоне. Автор предлагает определять среднее количественное соотношение видов растений с помощью 50 раункиеровских круглых площадок по 0.1 м² каждая, а максимальную продуктивность каждого вида определять путем закладки ежедекадно ленточных трансект по радиальному направлению на пробной площади.

В докладе В. Д. Утехина была дана информация о методике работ, проводимых Институтом географии АН СССР на Лесостепном стационаре под Курском, и затрагивался ряд принципиальных положений; наиболее интересным является вопрос о зависимости продуктивности растительного сообщества от основных геофизических режимов: теплового и водного. При этом под продуктивностью понимается полная продуктивность всего растительного сообщества. В докладе приводится интересная схема баланса растительной массы произвольного участка растительного покрова за вегетационный период.

Большое внимание в докладах конференции уделялось изучению растительного покрова в качестве одного из основных компонентов элементарных геосистем — фаций при стационарных исследованиях. Такое изучение его как части целого позволяет раскрыть более глубокие связи с другими компонентами среды, что является ключом к пониманию многих закономерностей самой растительности. Оно поможет вскрыть те «энергетические пружины» динамических процессов, проходящих в ней, выявить которые при анализе только растительного покрова не представляется возможным.

Методическим вопросам, а также изучению конкретных связей растительности посвящены доклады **А. А. Крауклиса** «К вопросу о принципах и методах фациальных исследований», **П. Ю. Пармузина** «Вертикальная структура фаций (по исследованиям в Чарской котловине)», **В. А. Спытко** «Геохимические аспекты изучения вертикального профиля фаций южной тайги Средней Сибири», **Г. Н. Мартьяновой** «Некоторые результаты исследования составляющих теплового баланса различных фаций Даурской степи» и **Г. П. Скрыльника** «Некоторые вопросы мерзлотно-географического изучения южной тайги Средней Сибири». Во всех перечисленных докладах приводятся интересные выводы о взаимосвязи и взаимозависимости растительности с другими компонентами фаций (мерзлотой, солнечной радиацией и т. д.) на основе анализа материалов, собранных на стационарах и полустационарах Института географии Сибири и Дальнего Востока.

В работе конференции приняли участие далеко не все молодые ботанико-географы, проводящие свои исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Даже на основании того, что было заслушано, видно. что изучение растительного покрова этих районов значительно усиливается. Исследования ведутся в обоих направлениях — и детальные крупномасштабные на стационарах, и региональные среднемасштабные. Доклады показали перспективность геоботанических исследований как части комплексных физикогеографических работ, в которых принимают участие специалисты различного профиля: ботанико-географы, ландшафтоведы, геохимики, климатологи, мерзлотоведы, почвоведы и т. д.

А. В. Белов.

Иркутск.

(Получено 16 III 1964).

УДК 006.3 : 581.16

ПЕРВАЯ МЕЖВУЗОВСКАЯ ПОВОЛЖСКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ ПО БИОЛОГИИ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ

На третьем делегатском съезде Всесоюзного ботанического общества в ряде ведущих докладов подчеркивалась важность созыва симпозиумов по отдельным проблемам ботаники.

Биология семенного размножения цветковых растений в силу ее исключительно большого научного и хозяйственного значения издавна привлекает очень многих исследователей. Однако до настоящего времени отдельные этапы семенного размножения — цветение, плодоношение, диссеминация, созревание и прорастание семян, семенное возобновление в фитоценозах — обычно изучаются разрозненно, как самостоятельные проблемы. При этом методика исследований, применяемая разными авторами, нередко очень различна, в силу чего огромный материал, накопленный в литературе, зачастую несравним и непригоден для широких обобщений.

Назрела необходимость координировать исследования в области биологии семенного размножения, обсудить вопросы методики исследований, наметить общие перспективы.

Первой попыткой такой координации явилась конференция, организованная Ульяновским педагогическим институтом 25—27 ноября 1963 г. в Ульяновске.

На конференции было заслушано и обсуждено 18 докладов, представленных научными работниками вузов Поволжья (Саратова, Волгограда, Казани, Уфы, Ульяновска) и некоторых других научных учреждений (Москва, Всесоюзный институт кормов; Ленинград, Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН); Тарту, Академия наук ЭССР).

Доклады были объединены по трем проблемам: 1) апомиксис, биология цветения и плодоношения, 2) физиология семян и разноплодие, 3) семенное размножение и возобновление в фитоценозах.

По первой проблеме было заслушано 7 докладов. Живое обсуждение вызвало сообщение **С. С. Хохлова** (г. Саратов, университет) «Задачи и методы изучения апомиксиса». Осветив теоретическое и народнохозяйственное значение апомиксиса, докладчик остановился на методах изучения этого явления в природе (анализ морфологии цветка, создание беспыльцевого режима) и в эксперименте (гибридологический метод).

Научно-методический интерес представил доклад **В. И. Хейн** (г. Тарту, Академия наук ЭССР) о семенной продуктивности 24 видов суходольных лугов западной Эстонии. Все цифровые данные подвергнуты автором статистической обработке и на основе коэффициента вариации для всех видов вычислено достаточное количество наблюдений. Оно колеблется от 31 (*Prunella vulgaris*) до 1761 (*Scorzonera humilis*).

Интересные сведения о двух типах цветков и гетерокарпии у спорыша сообщила **К. К. Никитина** (Саратов, педагогический институт).

С докладами по первой проблеме выступили также **А. И. Мартьянова** (Московская область, Всесоюзный институт кормов), **И. В. Дренов** (Саратов, педагогический институт), **В. В. Старикова** (Ульяновск, педагогический институт), **В. П. Махлаюк** (Саратов, сельскохозяйственный институт).

По физиологии семян было заслушано 6 докладов. Из них отметим сообщение **М. Г. Николаевой** (совместно с **В. Г. Юдиным** и **Т. В. Далецкой** — Ленинград, БИН) о воздействии гетероауксина и гиберреллина на прорастание покоящихся семян.

К. К. Симакин (Саратов, сельскохозяйственный институт) проиллюстрировал в своем докладе значение радиоизотопного метода для выявления оптимальных концентраций и экспозиций при предпосевной обработке семян физиологически активными веществами.

Физиолого-биохимической характеристике вызревания и покоя семян, вопросам гетерокарпии были посвящены доклады **С. И. Егоровой** (Саратов, сельскохозяйственный институт), **Е. А. Шустовой** (Саратов, университет), **М. Н. Кобловой** (Волгоград, педагогический институт), **А. Л. Паршаковой** (Казань, университет).

Теоретическим вступлением к докладам по третьей проблеме явилось сообщение **Т. А. Работнова** (Московская область, Всесоюзный институт кормов) о значении семенного размножения растений в определении урожая, структуры и устойчивости луговых ценозов. Основные положения доклада подтверждались большим фактическим материалом многолетних исследований. Особо Работнов остановился на вопросе о роли семенного размножения при сукцессиях.

Далее были заслушаны доклады **Н. П. Крыловой** (Московская область, Всесоюзный институт кормов), **Ю. З. Кулагина, З. М. Назировой и С. А. Сахаровой** (Уфа, Башкирский университет).

В ходе обсуждения докладов участники конференции отмечали неразработанность стандартных методик, отсутствие единой терминологии, недостаточное использование математических методов обработки экспериментальных данных, отсутствие исследований по диссеминации. Подчеркивалась необходимость привлечения к решению ряда вопросов биологии семенного размножения специалистов микробиологов, фитопатологов, энтомологов, лесоводов.

Из решений, принятых конференцией, отметим следующие:

Просить Поволжский Совет по координации научно-исследовательских работ создать при экспертной биологической комиссии секцию по координации исследований в области семенного размножения и утвердить состав секции (с дополнениями по усмотрению биологической комиссии): Р. Е. Левина (Ульяновск) — председатель, члены секции — Ю. З. Кулагин (Уфа), С. С. Хохлов (Саратов).

Просить Поволжский совет по координации утвердить головные вузы и кафедры по отдельным проблемам биологии семенного размножения: а) по диссеминации и гетерокарпии — кафедра ботаники Ульяновского педагогического института, б) по бесполым формам семенного размножения — апомиксису — кафедра дарвинизма и генетики Саратовского государственного университета, в) по семенному возобновлению древесных пород в естественных лесных насаждениях и в условиях воздействия промышленных предприятий — кафедра ботаники Башкирского государственного университета.

Просить руководство Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР и Всесоюзного института кормов и их специалистов, М. Г. Николаеву и Т. А. Работнова, консультировать исследования, проводимые в вузах Поволжья по физиологии семян (Николаева) и семенному размножению в фитоценозах (Работнов).

Просить комиссию по ботанической терминологии при Всесоюзном ботаническом обществе обсудить и дать рекомендации по единой терминологии, касающейся карпологии, явлений апомиксиса, физиологии покоя и прорастания семян.

Учитывая большое теоретическое и прикладное значение явлений диссеминации и гетерокарпии (разноплодия), просить Министерство просвещения РСФСР создать при кафедре ботаники Ульяновского педагогического института научно-исследовательскую лабораторию по диссеминации и гетерокарпии, выделив для развертывания работ соответствующие штаты и средства.

Поручить секции по координации организовать проведение второй конференции по биологии семенного размножения в 1965 г.

Материалы первой конференции готовятся к опубликованию в виде сборника статей.

Р. Е. Левина.

Ульяновский педагогический институт им. И. Н. Ульянова.

(Получено 3 II 1964).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 006.3 : 581.55

ОРГАНИЗАЦИЯ КОМИССИИ ПО КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПРИ ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

30 сентября 1963 г. после окончания III съезда Всесоюзного Ботанического общества (ВБО) в Ленинграде при Отделе геоботаники Ботанического института АН СССР собралась группа геоботаников, интересующихся проблемой классификации растительности. В составе этой группы были сотрудники Отдела геоботаники БИН АН СССР, Института биологии Уральского филиала АН СССР, Центрального сибирского ботанического сада Сибирского отделения АН СССР, Института биологии АН Белорусской ССР, Ботанического института АН Грузинской ССР, Института ботаники АН Казахской ССР, Ботанического института АН Таджикской ССР, институтов ботаники АН Узбекской ССР и АН Украинской ССР, Каракалпакского филиала АН Узбекской ССР, Ленинградского университета, Тартуского университета, Казанского педагогического института, Смоленского педагогического института, Никитского ботанического сада, Астраханской опытной станции.

Во вступительном слове Е. М. Лавренко отметил, что на III съезде ВБО было принято решение о создании Комиссии по классификации, первым организационным совещанием которой и следует рассматривать настоящее заседание в составе заинтересованных этим вопросом лиц.

По мнению Лавренко, сейчас наступил такой момент, когда нужно подвести некоторые итоги в разработке вопроса о классификации растительности, так как существует большое количество классификаций растительности как в СССР, так и за рубежом, предложенных различными авторами, причем авторы часто не оговаривают, что является объектом классификации (растительность или экотоп), каковы критерии при выделении классификационных единиц и каков объем основных понятий. Деятельность Комиссии по классификации должна заключаться в следующем: 1) комиссия должна заниматься классификацией растительности (а не экотопов) и выявить те черты растительности, которые могут быть использованы при классификации; 2) должен быть обсужден вопрос о том минимуме объективно собранного материала, который может послужить основой для классификации, т. е. необходимо выработать некоторый стандарт геоботанических описаний; 3) необходимо критически рассмотреть различные методы группировки первичных материалов (методы обработки списков по Л. Г. Раменскому), существующие как в советской геоботанической школе, так и за рубежом, и предложить наиболее рациональные и объективные методы «обработки списков» (первичной их группировки) для различных типов растительности; 4) должны быть обсуждены основные понятия и единицы классификации (как внутри ассоциации, так и выше).

Лавренко предлагает для обсуждения всех этих вопросов наметить серию докладов, а в конце 1964 г.—начале 1965 г. созвать в Ленинграде симпозиум по проблеме классификации растительности.

Предложения Лавренко были оживленно обсуждены (в обсуждениях принимало участие 13 человек). Все выступавшие согласились с тем, что создание комиссии по классификации своевременно и необходимо для дальнейшего более успешного развития этой проблемы. Был сделан ряд замечаний и добавлений по программе работы комиссии, очередности разрешаемых вопросов, сроках симпозиума и т. д.

И. Х. Блюменталь (ЛГУ) согласился с выдвинутыми Лавренко задачами комиссии по классификации, но предложил расширить круг объектов, которые нужно подвергнуть классификации, включив сюда классификацию комплексов (и проблему геоботанического районирования), классификации синузий и жизненных форм, разработанных с фитоценотической точки зрения.

Самостоятельный вопрос, заслуживающий обсуждения, — это вопрос о методах классификации растительности; в методике наблюдается большой разнобой, в частности различными авторами трактуется по-разному генетический метод, который необходимо считать главным методом классификации растительности.

Очень важен для выделения ассоциаций вопрос о качестве и количестве описаний, получаемых из разных точек ареала ассоциации. Нужно выработать минимум требований к отдельным геоботаническим описаниям и обеспечить массовое поступ-

ление описаний в фитоценарии (собрания геоботанических описаний пробных участков).

И. Х. Блюменталь предложил комиссии обсуждать не только методы обработки геоботанических описаний, но и методы полевых исследований, в частности, по его мнению, должен быть критически обсужден метод выборочных площадей, который должен быть заменен методом сплошного картирования или методом линейной таксации.

А. Г. Долуханов (Ботанический институт АН ГрузССР) обратил внимание на недостаточную разработку вопроса о динамике фитоценозов, включаемых в определенные ассоциации.

П. Л. Горчаковский (Институт биологии Уральского филиала АН СССР) не согласился с высказанным Блюменталем мнением о расширении тематики работы комиссии и предложил на первом этапе ограничить деятельность комиссии рамками классификации фитоценозов. Это мнение было далее поддержано всеми выступавшими.

В задачу комиссии, по мнению Горчаковского, входит: 1) уточнение всех понятий и выработка общепринятых терминов в отношении классификации растительности; 2) обсуждение и выработка новой методики сбора полевых материалов, так как материалы, собранные старыми методами, не всегда могут быть использованы при создании рациональных схем классификации.

А. А. Корчагин (БИН АН СССР) отметил, что хотя объектом классификации для фитоценолога является растительность, нельзя забывать о фитотопологических классификациях.

Эту же мысль о необходимости разработки фитотопологических и эколого-фитоценотических классификаций высказала Е. П. Матвеева (БИН АН СССР). Матвеева подчеркнула также, что возможна классификация по доминантам (с учетом индикаторных видов), но необходимо принимать во внимание разнокачественность доминантов.

Н. П. Косец (Институт ботаники АН УССР) отметил, что характер каждой классификации должен определяться целью ее и уровнем накопленного материала. Сейчас еще не настало время для биогеоценотической классификации, хотя бы потому, что в системе АН СССР нет института почвоведения, без участия которого невозможно создание биогеоценотической классификации.

Н. И. Рубцов (Никитский ботанический сад) высказал пожелание, чтобы на первых порах основная работа Комиссии была посвящена высшим единицам классификации. Это важно в связи с тем, что сейчас проектируется создание 2.5-миллионной карты растительности всего Советского Союза. Без выяснения объема понятия «тип растительности» эта задача не может быть выполнена.

К. К. Полуяхтов (Смоленский педагогический институт) обратил внимание на необходимость уточнения понятия «ассоциация». Внимание Комиссии должно быть обращено на разработку принципов классификации растительности.

Ю. Н. Нешатаев (ЛГУ) считает, что деятельность комиссии должна отразить 3 стороны: сбор материала, обработку материала и выработку основных понятий. Особое внимание должно быть уделено единицам классификации внутри ассоциаций. Завершением работы Комиссии должно быть создание единой классификации растительности для всего Советского Союза.

П. Н. Овчинников (Институт ботаники АН ТаджССР) отметил, что, помимо создания флороценогенетической классификации — основной классификации растительности, — нужно ставить и вторую задачу — построение технологических (производственных) классификаций, не забывая и о значении классификаций растительности для практики народного хозяйства. При создании флороценогенетической классификации должны быть учтены три основных момента: размещение (хорология), приспособление (экология) и развитие (принадлежность к определенной флоре) растительных сообществ. В первую очередь должны быть подвергнуты обсуждению высшие единицы классификации, так как от этого зависит решение ряда вопросов по картированию.

В. В. Мазинг (Тартуский университет) предложил провести некоторые мероприятия для более успешного осуществления работы комиссии, например, выработать анкету с включением 30—40 основных терминов, разослать эти анкеты специалистам, собрать их мнение по дефинициям соответствующих понятий и учесть эти мнения при разработке предложений по унификации основных понятий.

А. Я. Бутков (Институт ботаники АН УзбССР) предложил периодически публиковать на страницах «Ботанического журнала» статьи по основным намеченным темам, касающимся классификации растительности, а также рассылать тезисы намечаемых докладов.

В заключительном слове Лавренко подвел итоги состоявшемуся обсуждению и отметил, что все выступавшие поддержали предложение о создании Комиссии и большинство считает, что деятельность Комиссии нужно ограничить только вопросами классификации фитоценозов (исключить вопросы классификации синузий, жизненных форм, геоботаническое районирование). Хотя и при фитоценотической классификации растительности нужно учитывать экотоп (это особенно важно для классификации серийных сообществ), однако производственные классификации должны быть биогеоценотическими, а не только фитоценотическими. Например, при классификации пастбищ нужно учитывать не только особенности растительности, но и рельеф, почвы, гидрологию и т. д.

Лавренко наметил общий план работы симпозиума по классификации, на котором могут быть представлены доклады как по общим, так и по частным, конкретным вопросам. Общие доклады могут содержать: 1) обсуждение существующих в мировой литературе принципов классификации растительности и отдельных классификационных построений; 2) проект унификации общих понятий в отношении классификации растительности; 3) методический минимум сведений при описании участков растительного покрова, имея в виду задачи классификации; 4) объективные методы первичной обработки описаний пробных участков; 5) принципы выделения основных типов растительности и их дальнейших подразделений.

Специальные доклады могут содержать конкретные примеры классификаций отдельных типов растительности и растительности отдельных районов. Заявки на доклады нужно представить к концу настоящего камерального периода, т. е. не позднее 1 мая 1964 г.

В заключение совещания был избран оргкомитет комиссии по классификации в составе Е. М. Лавренко (председатель), В. Д. Александрова (заместитель председателя), И. Х. Блюменталь, В. В. Мазинг, З. В. Карамышева (секретарь).

З. В. Карамышева.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 16 XII 1963).

VOL. XLIX *№ 6*

JUNE 1964

BOTANICAL JOURNAL

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

Подписано к печати 4/VI 1964 г. М-24968. Бумага 70×108 1/16. Бум. л. 5. Печ. л. 10=13.70 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 17.60. Тираж 2820. Заказ № 688.

1-я тип. Издательства «Наука». Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12